А. Н. КУЗНЕЦОВ

ТРОПИЧЕСКИЙ ДИПТЕРОКАРПОВЫЙ ЛЕС



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

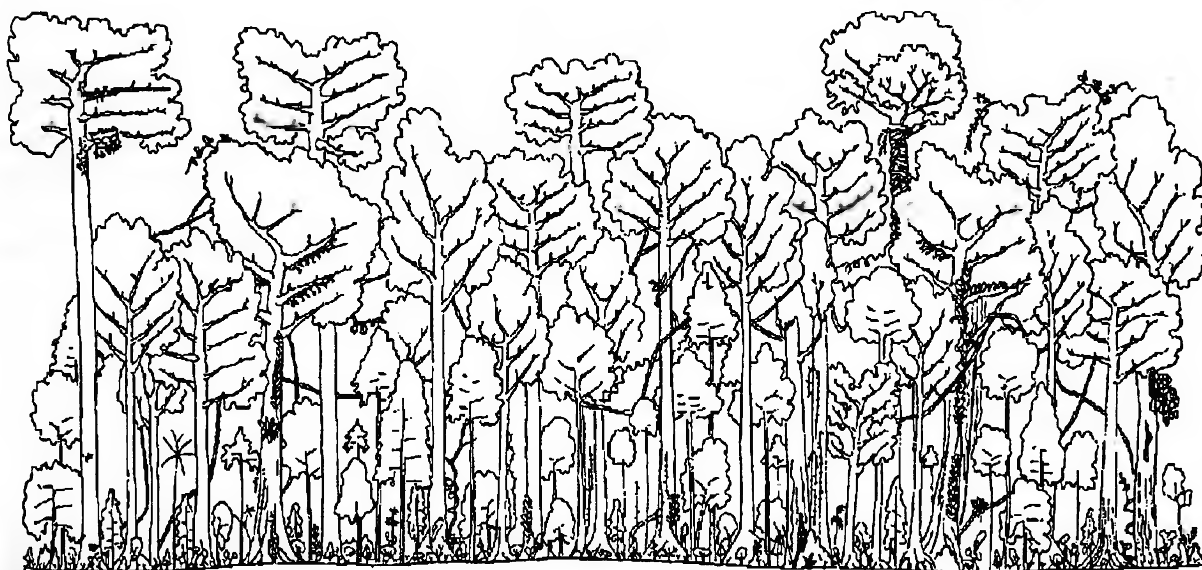
СОВМЕСТНЫЙ РОССИЙСКО-ВЬЕТНАМСКИЙ ТРОПИЧЕСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ И ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ ЦЕНТР
(ТРОПИЧЕСКИЙ ЦЕНТР)

А.Н. КУЗНЕЦОВ

ТРОПИЧЕСКИЙ ДИПТЕРОКАРПОВЫЙ ЛЕС

на примере сомкнутого высокоствольного влажного равнинного диптерокарпового леса массива Ма Да, южный Вьетнам

под ред. члена-корреспондента РАН, профессора В.Н. Павлова



Москва
ГЕОС
2003

Посвящается 15-летию Тропического центра
и 75-летию со дня рождения академика В.Е. Соколова

Работа выполнена в Совместном Российско-Вьетнамском Тропическом научно-исследовательском и технологическом центре. Исследования проведены в рамках Программы «Тропическая экология» и темы «Изучение и оценка современного состояния биологического разнообразия растительного и животного мира тропических лесных экосистем, находящихся на разных стадиях антропогенной трансформации».

Научный руководитель Программы — академик РАН Д.С. Павлов
Научный руководитель темы — д.б.н., проф. Л.П. Корзун

Научный редактор — член-корр. РАН, проф. В.Н. Павлов
Рецензент — д.б.н., проф. Л.П. Корзун

ББК 28
К 89

Кузнецов А.Н. — Тропический диптерокарповый лес. — М.: ГЕОС, 2003. 140 стр., 70 цветных фото.

Книга посвящена рассмотрению экологических особенностей тропического равнинного влажного высокоствольного леса с доминированием древесных пород из сем. Dipterocarpaceae, сформировавшегося на глубоких красно-желтых ферраллитных почвах в южной части полуострова Индокитай.

В работе обобщены материалы наблюдений за лесным микроклиматом, результаты изучения строения и гидрологии лесных почв, пространственной структуры древостоя. Дана краткая характеристика деревьев, лиан, эпифитов, полуэпифитов и наземных трав диптерокарпового леса, показана роль главной древесной породы — *Dipterocarpus dyeri* Pierre в формировании лесного сообщества, рассматриваются вопросы фенологии растений и утилизации растительной мортмассы.

Книга рассчитана на студентов, преподавателей и научных сотрудников — геоботаников, лесоводов и почвоведов.

УДК 581. 5. 422. 2
ISBN 5-89118-345-5
ББК 28
К 89

На 1-й стр. обложки — крона *Dipterocarpus kerrii*, высота дерева 45 м
На 4-й стр. обложки — эпифитный папоротник *Platycerium grande* в кроне *Shorea* sp.

roumak@fpt.vn

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ

Изучение биологического разнообразия, структурной и функциональной организации наиболее сложных и богатых организмами тропических экосистем предоставляет всесторонние знания для поиска условий устойчивого развития живой природы.

Российская наука продолжительное время не имела возможности вести собственные планомерные длительные научные изыскания в тропиках. Наши ученые видели тропические сообщества глазами американских, французских и английских коллег. Так продолжалось вплоть до 1988 г., когда на вьетнамской земле был создан Совместный Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский и технологический центр. Перед коллективом ученых Тропического центра были поставлены актуальные фундаментальные научные задачи, решение которых требовало продолжительной и напряженной работы. Биологам потребовалось несколько лет стационарных наблюдений и экспедиционных работ, чтобы получить сравнительный материал и научиться понимать природу тропиков.

Представленный читателям научный труд — пример многолетнего изучения типичного для равнин Юго-Восточной Азии влажного диптерокарпового леса. Ценно, что автор в своих исследованиях использует комплексный биогеоценотический подход, отличающий российскую научную школу, и дает подробную характеристику изучаемому объекту от микроклимата и почв до строения древостоев и биологических особенностей лесных растений. По сути дела книга отражает стремление доказать познаваемость тропического леса и связать воедино процессы, происходящие в нем, дабы показать общую картину взаимосвязей и жизни тропического леса. Касаясь столь сейчас актуальной проблемы человеческого вмешательства в тропическую природу, автор подходит к рассмотрению вопроса устойчивости лесного тропического сообщества и показывает невозможность его самовосстановления после полного разрушения структуры, будь то сплошные промышленные рубки или массированное применение гербицидов и напалма в годы войны.

На сегодняшний день это первая книга российского автора, подробно и понятно раскрывающая ряд важнейших аспектов жизни тропического леса, точнее — влажного диптерокарпового леса южного Вьетнама, т.к. термин «тропический лес» является собирательным.

Академик РАН
Д.С. Павлов

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА

Не могу сказать, что желание явить на суд книгу о тропических лесах подогревалось исключительно личной заинтересованностью. Однако «тропический» материал копился и разрастался в объеме, претендуя во многом на эпитет уникального, а укоризненные взгляды и ремарки моих коллег окончательно подвели меня к этому шагу. При очевидной актуальности, на фоне нехватки русскоязычной литературы с одной стороны, и накопившихся мифов — с другой, подобная работа заслуживала право на появление. Свою задачу я представляю в том, чтобы не замахиваясь планетарно, подробно представить результаты работ и возникшие в ходе полевых наблюдений идеи по одному, отдельно взятому району, а именно: массиву равнинных диптерокарповых лесов, называемому массив Ма Да.

Тропические леса Вьетнама чрезвычайно разнородны по флористическому составу, структуре, климатическим, орографическим, эдафическим условиям. К моменту первого очного знакомства с ними в моем представлении под влиянием книг, документальных и художественных фильмов сложился некий обобщенный образ тропического леса, отпечаток которого в первые недели реальной работы в лесу проецировался на окружающую картину и … редко когда совпадал. Очевидно, что сейчас я говорю об общем отклике, т. е. о восприятии всего, чему полагалось присутствовать в тропическом лесу. Даже такие крупные и основополагающие блоки классического клише «тропический лес» как лианы и эпифиты, порой могли отсутствовать в отдельных участках леса. По причине столь диковинного для меня открытия, я в дальнейшем стараюсь приводить конкретное, насколько возможно обстоятельно-разноплановое описание того или иного леса. Непреодолимо хочется сказать — «типа леса», но уверен, что это неправомочно. Есть, правда тропические леса, растущие на таком эдафическом экстремуме, как пески, — они вполне реально поддаются типизации, ибо в верхнем древесном подъярусе всего-то 10–15 древесных пород, второй подъярус фрагментарен, нижний — вобрал в себя приблизительно 7–12 видов деревьев. Упрощает ситуацию то, что здесь выражено доминирующее семейство, но не более. Проблема с типизацией наших дальневосточных смешанных лесов, не утративших связь с тропиками через Аралиевые, Шизандровые, Кленовые, Симарубовые и Буковые, реальна и понятна. Усложнение пространственной организации, неохватный в однократном маршруте флористический состав, некорректность многих трактовок в стремлении подтянуть желаемое к действительному, — все это делает важную работу по упорядочению тропических и сходных с ними сообществ близкой к спорной в плане ее объективности и физической выполнимости.

Наша работа в тропиках строилась как в виде экспедиций, а где-то мы находили возможность организовать длительные стационарные наблюдения. На первых этапах нашей тропической необразованности разница почти не ощущалась. Только через год-полтора работы в одном лесном массиве пришло понимание, насколько сложный в интерпретации материал имеешь. Я убежден, что наша длительная работа в равнинных диптерокарповых лесах на юге Вьетнама позволила мне и некоторым моим коллегам сформировать тропическое мировоззрение и заложить основы методики работы в тропическом лесу и, что немаловажно, выживания в процессе охоты за материалом. При этом мы также убедились в том, что непонимание природы тропического леса на первых этапах исследования только увеличивается с продолжительностью заинтересованной работы, и чем более разносторонние проблемы пытаешься охватить, тем больше подчас не состыковываются друг с другом блоки добытой информации.

В данной работе я намеренно далек от каких-либо обобщений (в частности анализа данных, почерпнутых из литературы) и представляю собственный материал с небольшими его интерпретациями. Многие последующие экспедиции в северные и центральные районы Вьетнама позволили в полной мере оценить базовую подготовку, полученную в диптерокарповых лесах Ма Ды. Материалы этих экспедиций, также явились основой для переосмысления некоторых представлений о диптерокарповых лесах и окончательно убедили меня в индивидуальности тропических лесов Вьетнама. От раннего представления о тропиках неизменным осталось чувство радости, щемящего восторга и благоговения перед творением Природы.

Итак, в основу этой работы легли материалы 360 суток жизни или 360 световых дней работы на юге Вьетнама (11° 18′ 50″ сев. ш. 107° 04′ 18″ в. д.), которые совокупно растянулись на несколько лет: с мая 1989 г. по сентябрь 1991 г., с января 1993 г. по октябрь 1993 г., с декабря 1993 г. по январь 1995 г. С 1995 г. начался северный период моей жизни во Вьетнаме — работа в Ханое и экспедиции в северные и центральные провинции.

Иногда на несколько дней я возвращался в Ма Ду , успевал оббежать знакомые места и площадки, укоряя себя за не заложенные многолетние эксперименты, и опять отбывал на север. Эти дни я не вношу в общий реестр трудодней, это больше похоже на ностальгию, хотя случались рабочие проблески — в фенологии растений преимущественно. Последняя экспедиционная работа в лесном массиве Ма Да состоялась в декабре 2001 — январе 2002 г. и длилась 27 дней.

Эта книга не состоялась бы без деятельной поддержки со стороны моих коллег по работе в тропических лесах и организационных усилий совместной дирекции Тропического центра. Я приношу огромную благодарность моим товарищам по экспедициям Н.В. Беляевой, А.И. Виноградову, М.М. Серебряному, Ву Ван Бьену, М.В. Калякину, О.А. Шекаровой, Ву Суан Хою, Н.И. Рудневу, В.В. Сунцову, С.А. Шиловой, В.В. Коровину, Ю.А. Хватову, Шону, А.Б. Кушунину, В.В. Буракову, Г.В. Кузнецову, А.А. Обозову, Фан Лыонгу, замечательным водителям Лонгу, Ву и Тху.

Огромных усилий требовала работа по организации полевых исследований, налаживанию отношений с руководством Провинции и строительству экологической станции, — искренняя благодарность за это дирекции Тропического центра в лице Л.П. Корзуна, Чан Суан Тху, С.К. Прокофьева, В.М. Гуцева, В.С. Румака, Чинь Куок Кханя, А.П. Лазарева, В.В. Сунцова, Хуинь Куанга и Фам Хыу Хоана.

Важную моральную и научную поддержку на этапах полевых исследований и подготовки материалов для книги мне оказали академики РАН В.Е. Соколов и Д.С. Павлов, академик РАМН Г.А. Софронов, а также профессор Peter S. Ashton. Бесценную помощь мне даровал член-корреспондент РАН Вадим Николаевич Павлов, взявший на себя труд по редактированию рукописи и оказавший мне честь стать научным руководителем.

Я чрезвычайно благодарен С.П. Кузнецовой за помощь в подготовке рукописи, а также М.В. Калякину и О.В. Волцит за творческую работу по подготовке макета книги.

Также выражаю глубокую признательность моим коллегам по лаборатории экологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН — Л.Г. Буровой, Н.Н. Выгодской и Ю.Г. Пузаченко.

Я благодарен доктору Доан Каню — директору Института тропической биологии г. Хошимина за предоставленную возможность работать в Гербарии этого института. Следует добавить, что на всех этапах подготовки и проведения работ мы встречали неизменное понимание и поддержку руководства Провинции Донг Най и Управления лесного хозяйства.

ГЛАВА 1. АНАЛИЗ СОСТОЯНИЯ ИЗУЧЕННОСТИ ДИПТЕРОКАРПОВЫХ ЛЕСОВ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

Тропические леса в Юго-Восточной Азии произрастают на территории Мьянмы, южного Китая (Юньнань), полуострова Индокитай (Таиланд, Камбоджа, Лаос, Вьетнам), Филиппин, полуострова Малакка, Больших и Малых Зондских островов (Калимантан, Суматра, Сулавеси, Ява и др.) и Новой Гвинеи (Вальтер, 1968; Бородин, 1982; Campbell, 1989; Whitmore, 1992; Richards, 1996). В соответствии с географическими, орографическими и климатическими особенностями данных территорий тропические леса представлены здесь мозаикой переходов от сезонных к несезонным, от сверхвлажных к влажным и сезонно-влажным, от равнинных к предгорным и горным, от сухих листопадных к дождевым вечнозеленым и т.д. (Кабанов, 1971; Schmid, 1974; Ashton, 1978, 1988, 1989, 1991, 1992, 1993; Whitmore, 1978, 1992; Nakachizuka, 1991; Kitayama, 1992, 1993; Richards, 1996). Основные лесообразующие породы в большинстве случаев представлены видами из сем. Dipterocarpaceae, в связи с чем леса региона объединены под общим названием диптерокарповые. На рис.1 представлена схема географического распространения представителей сем. Dipterocarpaceae.

От экватора на север диптерокарповые леса продвигаются до 20° с.ш., на юг — до 10° ю. ш. (Masahiko, 1993). К настоящему моменту известно 12 родов и 470 видов диптерокарповых. Центром их видового разнообразия признан остров Калимантан, где насчитывается 287 видов семейства (Ashton,1986). В континентальной Малайзии — 155 видов, в Индии и Мьянме суммарно — 27 видов, на Сулавеси — 7. В лесах Таиланда встречается приблизительно 20 видов диптерокарповых (Ogawa et al., 1961; Maxwell, 1988). Относительно диптерокарповых лесов Камбоджи и Лаоса мы не располагаем точными фактическими данными. По предварительным оценкам (Rollet, 1972; Vidal, 1972, 1979, 1997) количество видов диптерокарповых сходно с таковым в Таиланде. В лесах Вьетнама — равнинных влажных и сухих, включая приморские, предгорных и горных, в интервалах высот от уровня моря до 1400–1600 м над ур. м. — произрастает приблизительно 40 видов диптерокарповых. В составе древостоев горных и предгорных лесов отдельные представители семейства доходят по территории Вьетнама на север до Юньнаньского нагорья (Кабанов, 1971; Cao Min, 1993; Криволуцкий, Огуреева, 1995; Кузнецов, 1998;). Наиболее далеко на север идут виды из родов *Dipterocarpus, Shorea* и *Hopea.*

В семейство Dipterocarpaceae входят следующие 13 родов: *Anisoptera, Cotylelobium, Dipterocarpus, Dryobalanops, Hopea, Parashorea, Pentacme, Shorea, Stemonoporus, Upuna, Vateriopsis, Vateria, Vatica.*

Семейство относится к порядку Malvales и наиболее близко к семействам Tiliaceae и особенно Monotaceae (Тахтаджян, 1987). Наиболее крупными родами являются *Shorea* и *Hopea*, каждый из которых включает по 220 видов. Род *Dipterocarpus* насчитывает 27 видов, *Anisoptera* — 32 вида, *Vatica* —12 видов (Ashton, 1982, 1986). L. Madani (1993) сообщил о находке на Калимантане (штат Sabah) нового вида — *Dipterocarpus megacarpus* (дерево высотой 45 м).

В лесах Вьетнама встречаются представители следующих родов (в порядке убывания видов): *Shorea, Hopea, Dipterocarpus, Vatica, Anisoptera,*

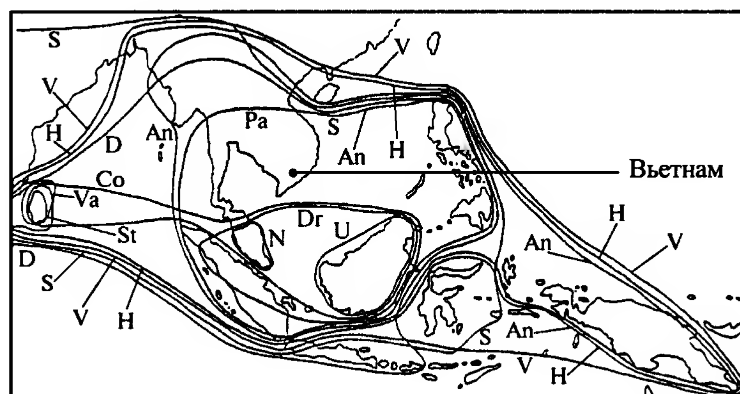


Рис. 1. Географическое распространение представителей сем. Dipterocarpaceae (приводится по Whitmore, 1981). An — *Anisoptera*, Co — *Cotylelobium*, D — *Dipterocarpus*, Dr — *Dryobalanops*, H — *Hopea*, N — *Neobalanocarpus*, Pa — *Parashorea*, S — *Shorea*, St — *Stemonoporus*, U — *Upuna*, V — *Vatica*, Va — *Vateria*.

Parashorea, Pentacme. Представители последних двух родов редки (Тхай Ван Трунг, 1962; Чертов, 1985). Только в сухих диптерокарповых лесах на морских песках (провинция Ba Ria, заказник Binh Chau) нами единично отмечен вид *Parashorea* sp.

К настоящему времени значительная часть диптерокарповых лесов в странах Юго-Восточной Азии — Филиппинах, Индонезии, Малайзии, Таиланде и Вьетнаме — уничтожена интенсивными промышленными лесозаготовками (Whitmore, 1978; Tropical rain forest ..., 1983; Сумардья, 1987; Эттенборо, 1988; Ньюмен, 1989; Bruijnzeel, 1990; Terborgh, 1992). Причина кроется в том, что большинство диптерокарповых пород имеют ценную древесину, которая используется в мебельном производстве и строительной индустрии. Так, почти половина мирового экспорта твердой древесины приходится на долю саловой древесины или меранти — диптерокарповых пород из рода *Shorea* (Ashton, 1989; Detienne, Deon, 1992). Сейчас первичные диптерокарповые леса сохранились только в труднодоступных горных массивах и на небольших охраняемых равнинных участках (сеть национальных парков). Во Вьетнаме диптерокарповые леса приурочены, в основном, к равнинным ландшафтам с высотами от 0 до 350 м над уровнем моря.

По мнению P. Ashton (личное сообщение) равнинные леса занимают во Вьетнаме, Камбодже и Таиланде площадь равную 1 млн. км². Основные территории, занятые первичными диптерокарповыми лесами находятся в западной, центральной и восточной частях Камбоджи, а также в восточной части Таиланда (географически это единый массив лесов), Вьетнам располагает 10–15 % от общей площади равнинных диптерокарповых лесов.

В Национальных парках Малайзии, Филиппин, Индонезии, Брунея, Таиланда и Сингапура реализуются крупномасштабные международные проекты по изучению биологического разнообразия и динамических процессов в различных тропических лесных экосистемах (Manokaran, LaFrankie et. al. 1990; Kitayama, 1992; Ashton, Hall, 1992). Среди первоочередных задач таких проектов изучение флористического состава и пространственной организации тропических лесов, исследование их кронового пространства (Perry, 1978, 1981; Proctor, 1984; Suselo, Riswan, 1985; Putz, Chai, 1987; Nadkarni, 1988; Newbery, Proctor, Lee et al., 1988; Dial, Tobin, 1994; Manokaran, Kochummen, 1994). Одновременно рассматриваются многие другие вопросы, такие как: специфические отношения между растениями (Rinard, Putz, 1994), рассеивание и сохранность плодов и семян (Appanah, Rasol, 1994), гэп-динамика (Brokaw, 1985,1989; Brown, Canham, 1989; Whitmore, 1992), микосимбиотрофизм (Alexander, Ahmad, 1992). Для лесов Индонезии Chr. Versteegh (1971) подготовил полевой определитель по морфологическим признакам для 108-ми промышленных пород.

Первичные диптерокарповые леса Камбоджи, Лаоса и юга Вьетнама остаются до настоящего времени слабо изученными. В частности, литературные источники по Лаосу ограничиваются работами J.E. Vidal (1958, 1960, 1972), в которых автор указывает на особенности ландшафта, горного на севере и равнинного на юге, и называет основные лесообразующие породы. В горных лесах Лаоса встречаются отдельные виды диптерокарповых. В предгорных влажных лесах центра и севера Лаоса доминируют *D. alatus, Hopea odorata.* Юг Лаоса — это заболоченные и сухие равнины (левый берег реки Меконг). Сухие равнины юга Лаоса с песчаными почвами заняты светлыми одноярусными сухими диптерокарповыми лесами с доминированием *Dipterocarpus tuberculatus, D. obtusifolius, Hopea odorata, Shorea obtusa.*

О лесах Камбоджи известно чрезвычайно мало. Мы основываемся на работах M. Schmid (1962) и Ю.Л. Меницкого (1984), из которых следует, что в западной части страны, примыкающей к границам Таиланда, произрастают высокоствольные равнинные влажные диптерокарповые леса. Кроме того, диптерокарповые леса имеются в юго-восточной и восточной частях Камбоджи у границы с Вьетнамом (личные наблюдения), где чередуются сухие и влажные местообитания. Растительность сухих участков (на песчаных почвах) лаосской территории и Вьетнама схожа и представлена сухими или светлыми диптерокарповые леса.

Относительно лесов южного Вьетнама имеются скудные литературные сведения. Слабая исследованность этих лесов связана с отсутствием систематических научных работ, что обусловлено историческими причинами.

Общая картина ранее проведенных ботанических работ во Вьетнаме дает представление о слабой степени изученности этой части Индокитая на сегодняшний день.

Равнинные диптерокарповые леса, светлые и сомкнутые, произрастающие на юге Вьетнама (в 75 км к северу-востоку и северу-западу от г. Хошимина (в прошлом — Сайгон), до 70-х годов XX столетия занимали значительную площадь в границах провинций: Шонг Бе (Song Be), Тай Нинь (Tay Ninh) и Донг Най (Dong Nai). На запа-

де эти леса соединялись с камбоджийскими диптерокарповыми лесами, на северо-востокс с долинными сезонно затапливаемыми лагерстремиевыми лесами Кат Тиена (Cat Tien). Жаркий и влажный климат равнинной части южного Вьетнама, крайне неблагоприятная малярийная обстановка (в течение всего года ! — несмотря на наличие продолжительного сухого сезона), видимо делали эти леса менее привлекательными для исследователей, чем горные лесные массивы центрального и северного Вьетнама.

Традиционно сложилось, что в период французской колонизации Вьетнама центром научной жизни являлся г. Ханой. В связи с этим, основные ботанические и зоологические исследования проводились в северной и центральной частях страны. Так, одной из наиболее изученных оказалась северная провинция Лао Кай (Lao Cai) и особенно уезд Ша Па (Sa Pa), где в условиях горного рельефа с высотами 1400–3143 м над ур. м. сформировался лесной массив с преобладанием гималайских флористических элементов (Криволуцкий, Огуреева, 1996; Кузнецов, 1998). Исследования в Ша Пе (хребет Хоан Лиен Шон, горный массив Фан Си Пан) велись до 40–50 годов XX столетия, а первые гербарные образцы из этого района датированы 70-ми годами XIX века. Проведенные на севере Вьетнама экспедиции, преимущественно зоологической направленности, связаны с именем французского зоолога J. Delacour (подробнее см. Рожнов, 1998). В настоящее время гербарий по Вьетнаму (также Лаосу и Камбодже) депонирован во Франции в Национальном музее естественной истории г. Парижа. Часть гербарного материала находится во Вьетнаме, в Институте тропической биологии и биологических ресурсов (г. Хошимин) и в аналогичном Институте в г. Ханой. В таблице 1 представлены имена ученых-ботаников, работавших в разное время во французском Индокитае.

Строительство в 70–80 годах XIX века в горах южного Вьетнама на высотах 1000–1200 м над уровнем моря (массив Ланг Биан (Lang Bian), плато Далат (Da Lat) в условиях мягкого горного климата города Далат привлекло сюда многих французских исследователей и стимулировало проведение научных изысканий в этой части страны.

Приморский город Нячанг (Nha Trang), расположенный в нескольких десятках километров на восток от г. Далата, стал базой для изучения морских организмов залива Нячанг, а также тропических лесов на горном плато Тай Нгуен (700–1200 м над ур. м.). В центральной части Вьетнама на плато Тай Нгуен (Tay Nguen) работало значительное количество экспедиций, в том числе совместные экспедиции Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР (ныне Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН) и Института экологии национального центра естественных наук и технологий СРВ. В условиях относительно выровненного рельефа на плато сформировались полидоминантные предгорные и горные сомкнутые леса с преобладанием в составе древостоев пород из сем. Fabaceae, Fagaceae, Lauraceae, Meliaceae, Moraceae, Sapindaceae и единичными представителями Dipterocarpaceae. Значительный вклад в изучение флоры этого интереснейшего района внесли вьетнамские ботаники (Nguyen Tien Ban, 1984; Буй Доан, 1994). С 1990 г. здесь начали проводиться комплексные научные исследования Тропического центра.

Большой научный интерес представляет работа в лесах центрального и южного Вьетнама французских исследователей M. Schmid (1962, 1974) и J.Vidal (1997). В своих трудах Schmid представил принципиальную схему районирования лесов, дал описание различных биоценозов и указал лесообразующие породы. По нашему мнению, монография Schmid (1974) является важным фундаментальным трудом по лесам Вьетнама, которые расположены между 12° и 16° с.ш. (южнее и севернее исследования им не велись, массив Ма Да находится на 11° с.ш.). J. Vidal принадлежит серия статей, посвященных принципиальному типологическому обзору лесов Вьетнама, где, в частности, для южной части страны он указывает на доминирование в древостоях диптерокарповых пород. В настоящее время усилиями J. Vidal издается научный сборник, включающий обзоры и ревизии различных семейств растений из Камбоджи, Лаоса и Вьетнама («Flore du Cambodge du Laos et du Vietnam»). Профессор J. Vidal — один из немногих исследователей, длительно работавших на территории Лаоса и Вьетнама.

Разрастающаяся освободительная борьба вьетнамского народа против французов, принявшая форму массового партизанского движения, препятствовала расширению полевых научных работ и делала опасным проникновение исследователей во многие лесные районы Вьетнама. После провозглашения независимости Северного Вьетнама (ДРВ) в августе 1945 г. и некоторой политической стабилизации, активизировалось изучение северной части природы Вьетнама. Так, в 50-х годах под руководством В.М. Фридланда был выполнен цикл работ по изучению лесных почв Вьетнама (до Демаркационной линии — 17° с.ш.), составлена почвенная карта, подготовлена

Таблица 1
Коллекторы из французского Национального музея естественной истории, работавшие во Вьетнаме, а также Лаосе и Камбодже (цит. по: «Floristic inventory of tropical countries...», ed. David G. Campbell, 1989, стр.57)

Исследователь	Годы работ	Кол-во гербарных листов	Район работ
Harmand F.J.	1875–1906	3 500	южный Вьетнам
Thorel C.	1875–1906	12 000	Вьетнам, Лаос, Камбоджа
Pierre J.B.L.	1877–1906	10 000	Вьетнам, Лаос, Камбоджа
Chevalier A.	1913–1919	15 000	Вьетнам, Лаос, Камбоджа
Poilane E.	1922–1961	40 000	Вьетнам, Лаос, Камбоджа
Evrard F.	1923–1929	3 500	Вьетнам (Далат)
Petelot A.	1925–1955	9 000	преимущественно северный Вьетнам
Vidal J.E.	1939–1983	7 000	Вьетнам, Лаос
Schmid M.	1948–1964	5 000	центральный Вьетнам
Vu Van Cuong	1965–1970	1 250	южный Вьетнам (водные растения)

уникальная по результатам и классическая по представлению материалов монография о почвах северной части Вьетнама.

Вторая Индокитайская война (1961–1975 гг.) на длительный период сделала невозможными научные изыскания в лесах Вьетнама. Напротив, тропические леса стали одной из главных целей проведения боевых операций армией США. Многократные обработки гербицидными препаратами (дефолиантами) проводились с целью уничтожения лесов и сельскохозяйственных угодий, как естественных укрытий и ресурсной базы армии Северного Вьетнама. Чем дольше, вымученнее и бесперспективное шла война супер техногенной державы против народа, сражавшегося за независимость, тем безумнее становились решения.

Под прикрытием леса шло перемещение войск и отдельных подразделений вьетнамской армии, американцы в лесу воевать не могли. Исключение составляли небольшие группы из специально подготовленных опытных диверсантов. Группу из 8–9 человек доставляли на вертолете, дальше они двигались по карте до заранее оговоренного пункта, по радиосигналу из которого их забирал вертолет. Таким образом лес являлся союзником вьетнамской армии и партизан, а американские солдаты в нем были легко уязвимы.

С севера леса доходили до г. Сайгона, что позволяло вьетнамским войскам приблизиться под их о прикрытием к своей главной военной цели. Южнее, в дельте реки Меконг, перемещения войск укрывали мангровые леса. Исходя из этого возникла задача расчистить эти территорию, сделав их просматриваемыми и контролируемыми.

Схему уничтожения, рекомендовали, видимо, аграрии (недаром эта военная операция называлась «Рука фермера») — чтобы убить растение, нужно принудительно лишить его ассимилирующего аппарата и лучше это сделать несколько раз. Дерево — такое же растение, как и полевой сорняк, значит к нему могут быть применимы те или иные гербициды. Конечно масштаб другой, многоярусный разнородный тропический лес — не сельскохозяйственное поле, да и тропические ливни смоют раствор или суспензию быстрее, чем дожди в одном из штатов, но и здесь все поддается расчету.

Вероятно так или примерно так был задуман эксперимент планетарного масштаба по изъятию у природы огромной лесной площади. Первые обработки дефолиантами приходятся на 1962 г. — военных на этот «подвиг» лично благословил президент Д. Кеннеди, последние — на начало 70-х годов, наиболее активные и варварские по сути — на 1968 и 1969 годы. Информацию о сроках, периодичности обработок лесного массива Ма Да мы получили от людей, проживавших и оставшихся жить на этих территориях, а также из архивных материалов. Так, чрезвычайно содержательный разговор состоялся у нас с настоятелем одной из самых старых пагод южного Вьетнама, с сороковых годов не покидавшим ее. Пагода построена на одиноком холме (с превышением 70 м) и с ее верхней площадки виден лесной массив Ма Да, уходящий на северо-восток, а южном направлении — пустоши, карьеры, где теперь добывают камень на щебень (сланцы и мраморизированный известняк), бесчисленные клетки рисовых полей — и так до пригородов г. Хошимина.

До шестидесятых годов леса вплотную подходили к пагоде, лишь узкая дорога связывала ее с небольшими населенными пунктами. Почвы здесь преимущественно суглинистые, красно-желтые на мощной сланцевой платформе. На западе — в сторону Камбоджи — ферраллиты граничат с песчаными почвами, — видимо, аллювиального происхождения и занимающими древнее русло мощной реки (в котлованах и на обрывах хорошо просматривается слоистость: слои в 30–40 см тонкого светло-серого песка чередуются со слоями в 5–10 см из речной гальки, при этом диаметр окатанных камней в слоях приблизительно одинаков). По словам настоятеля, на ферраллитах росли могучие леса: деревья достигали высоты 30–40 м, диаметр стволов превышал 1,5 м. Максимальная высота деревьев в древостоях, произраставших на песчаных почвах составляла 20–25 м при диаметре стволов 60–70 см (до 80–90 см). Лес во времена французов рубили, но не очень активно, массив сохранялся в хорошем состоянии. Дорог почти не было, городов тоже. Деревни жили своей размеренной жизнью.

Накануне обработок лесов дефолиантами жителей из деревень не выселяли, мотивируя дополнительными сложностями и тем, что на теплокровных гербициды не действуют. По крайней мере так объясняли американским солдатам, заправляющим самолеты химикатами. Поскольку применение препаратов в порошкообразном состоянии или в виде водной суспензии малоэффективно (в первом случае будут сдуваться ветром, во втором — плохо прилипать к поверхности и легко смываться дождями), то использовались суспензии на основе минеральных масел, которые хорошо прилипают к субстрату и к воде относительно устойчивы. Пункты по заправке самолетных баков были организованы на военных аэродромах, в частности в г. Бьен Хоа, на краю лесного массива. На бетонных площадках под ангарными навесами вскрывали бочки с порошком, смешивали порошок с жидкостью, а затем с помощью шланга перекачивали в баки. Объем баков одного самолета, расположенных справа и слева от фюзеляжа, составлял 5 тысяч литров. Для уничтожения тропической лесной растительности в большинстве случаев использовались гербицидные препараты, состоящие из смеси кислот: 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты (2,4-D) и 2,4,5-трихлорфеноксиуксусной кислоты (2,4,5-T). Порошки гербицидов были белыми по цвету, поэтому бочки маркировались разной краской: белой, голубой, оранжевой, соответственно гербициды именовались «Белым», «Голубым» и «Оранжевым Агентами». Предпочтение чаще отдавалось последнему, в котором 2,4-D и 2,4,5-T были смешаны в равных пропорциях (Соколов, Шилова, 1996).

На убиение лесов было потрачено несколько лет. Однократные обработки эффекта не дали. Деревья листья сбросили, но потом восстановили — есть у них такая способность. Пришлось повторять, а потом еще и еще. Пока приладились — дожди пошли — с мая влажный сезон — опрыскивать бесполезно. Надо ждать сухого сезона, чтобы работать с ноября-декабря по апрель. Летали вечерами, когда выше влажность и ветер стихает, температура уменьшается, нет восходящих потоков воздуха. Иногда самолеты появлялись рано утром. Совсем низко летали — из пагоды на самолетах заклепки были видны, — значит не выше 30 м от крыши храма или 50–70 м над кронами деревьев. Через две-три недели обработки повторяли. За самолетом тянулось медленно оседающее белое облако. Деревья умирали: какие быстро, а кто-то долго сопротивлялся и доживал до влажного сезона. Для полного уничтожения лесной растительности в комплексе с гербицидами были использованы напалм и авиационные бомбы. Леса горели на огромном пространстве, погибали люди и животные, оставшиеся в лесах. Бочки с нефтепродуктами (напалм — аналог бутылок с зажигательной смесью времен Великой Отечественной войны) сбрасывали с самолета с небольшой высоты и на значительной скорости. Отделившись от самолета, бочка вращаясь, сохраняет какое-то время скорость летательного аппарата, затем скорость гасилась, но тут уже и деревья на пути — и бочка огненным ураганом врезалась в лесной полог из мертвых или полуживых деревьев. После пожаров оставались лишь не полностью сгоревшие остовы мощных деревьев, поверхность почвы обуглилась. Ливнями влажного сезона верхний, уже мертвый спекшийся гумусовый слой был разрушен и смыт. В ненарушенных первичных лесах почву от разрушения осадками защищают кроны деревьев, расположенные ярусами, а также слой листового опада на поверхности почвы. Лишенная экрана из древесного полога и слоя опавших листьев почва очень быстро разрушается под действием крупных капель тропического ливня, бомбардирующих ее поверхность.

Итак, к чему все пришло? Остался холм с венчающим его храмом, а в южном и западном направлениях до горизонта, как говорили очевидцы, тянулся «черный лес». Все умерло: ни листика, ни птиц, только обугленные ветви и стволы. Последним аккордом чудовищной операции стала расчистка территорий с помощью бульдозеров-

скреперов. Расчищенные вдоль дорог территории засевали с самолета семенами крупностебельного злака (*Pennisetum* cf. *polystachyon*). В конце влажного сезона обработанные и разрушенные территории стали зелеными, высота травы достигла 1,5–2,0 м. Жители и сейчас называют эту траву «американской».

Такова схема уничтожения лесов или, как сейчас уже принято говорить — экоцида на локальной территории, но по аналогичной схеме уничтожались леса на огромных площадях юга и центра Вьетнама.

В течении девяти лет (с 1962 по 1971 годы) равнинные, предгорные и горные леса Вьетнама методично обрабатывались гербицидными препаратами. Было обработано приблизительно 2,2 млн. гектаров лесных территорий (из них —1,4 млн. га — на юге). При этом, над южным Вьетнамом было распылено более 90 тысяч тонн гербицидов (Westing, 1976; Carlson, 1983; Sokolov, Shilova, etc., 1994). В ходе многолетней химической войны провинции Тай Нинь и Шонг Бе на 90% лишились лесного покрова, леса провинции Донг Най были частично уничтожены. Полностью погибли огромный массив мангровых лесов в дельте р. Меконг и крупные по площади массивы светлых диптерокарповых лесов, — площадь трагедии составляет несколько сотен квадратных километров. Нарушилось пространственное единство лесов южного Вьетнама с лесами Камбоджи (Black, 1994; Nguyen Qung My, Nguyen Phuong Dong, 1994; личные наблюдения — Кузнецов, 2003).

В 1983 году в г. Хошимине состоялся международный конгресс по последствиям военного применения дефолиантов во Вьетнаме. В программу конгресса входило посещение обработанных территорий, в частности, в лесном массиве Ма Да. Один из участников конгресса, ведущий специалист по диптерокарповым лесам Юго-Восточной Азии профессор P. Ashton на основе увиденного и с использованием архивных картографических материалов опубликовал статью о повреждении диптерокарповых лесов массива Ма Да (Ashton, 1986). Это первая публикация, в которой упоминается непосредственно сам массив и дается его краткая лесорастительная характеристика. В статье P. Ashton делает основной акцент на последствия химических обработок, при этом он указывает на *Dipterocarpus turbinatus* и *Irvingia malayana,* произрастающие в Ма Де как на древесные породы, общие для диптерокарповых лесов Юго-Восточной Азии. Временные рамки однодневной поездки (по его личному сообщению) не позволили ему более подробно ознакомиться с этим лесным массивом. Тем не менее, в своей статье он характеризует леса массива Ма Да как смешанные равнинные полулистопадные диптерокарповые леса.

Вопросы типизации тропических лесов Вьетнама рассматривались H.Thomasius (1980). О.Г. Чертов (1985) в монографии, посвященной систематизации различных экотопов тропических лесов Вьетнама, подробно характеризует почвенные разности, условия произрастания и, на основе доступной ему литературы, приводит перечень основных семейств и видов лесных древесных пород Вьетнама. Не имея возможности лично работать в равнинных лесах юга Вьетнама Олег Георгиевич Чертов обозначает этот биотоп как значительный по видовому разнообразию и фитомассе слагающих его растений, а также указывает на отрывочность и недостаточность литературных сведений и отсутствие каких-либо подробных описаний этих территорий.

Патриарх вьетнамского лесоводства профессор Тхай Ван Чунг в разработанной им схеме районирования лесов Вьетнама приводит для лесов южного Вьетнама перечень основных древесных пород, среди которых справедливо ставит на первое место представителей сем. Dipterocarpaceae (Тхай Ван Трунг, 1962). По итогам состоявшегося в 1994 г. в Ханое международного конгресса «Гербициды в войне» Тхай Ван Чунг выступил со статьей о разрушении лесов южного Вьетнама, где в качестве примера использовал лесной массив Ма Да (Thai Van Trung, 1994).

Библиография флористических исследований в Индокитае приведена в трудах Alfred Petelot (1955) и Jules E. Vidal с соавторами (1972, 1988, 1994).

В 1989 г. на территории южного Вьетнама начали планомерно работать экспедиции Совместного Советско-Вьетнамского Тропического (с 1992 г. Российско-Вьетнамского) научно-исследовательского и технологического центра Российской Академии наук. Одним из научных направлений в работе Тропического центра является тропическая экология и ее раздел — «Изучение биологического разнообразия тропических лесных экосистем». В 1991–1992 гг. появились первые краткие сообщения о результатах исследований в тропических лесах. В частности, сообщение А.Н. Кузнецова и А.И. Виноградова (1992) о структуре диптерокарповых лесов южного Вьетнама на примере массива Ма Да. Подробные исследования флоры ароидных Вьетнама были проведены М.М. Серебряным, в том числе в массиве Ма Да им открыто несколько новых видов (Серебряный, 1990; Kuznetsov, 1992; Serebryanyi,

1994, 1995; Hettercheid, Serebryanyi, 1994). Ботанические исследования явились частью комплексной работы Тропического центра в этом регионе Вьетнама. По результатам зоологических и химико-аналитических исследований в лесном массиве Ма Да выпущен научный сборник, посвященный рассмотрению последствий химической войны США во Вьетнаме (Соколов, Шилова и др., 1996).

В вышедшем в 1997 г. сборнике работ сотрудников Тропического центра опубликовано несколько статей, касающихся различных аспектов изучения диптерокарповых лесов массива Ма Да. Так, вопросы фруктоядности и морфологической адаптации птиц освещены в работах Л.П. Корзуна, М.В. Калякина и В.Л. Трунова; население беспозвоночных «подвешенных почв» эпифитных папоротников изучалось Т.К. Сергеевой и В.Н. Второвой; растения на лесных дорогах изучались Н.Г. Прилепским; термиты и почвы — Н.В. Беляевой и А.Н. Кузнецовым, лианы — А.Н. Кузнецовым.

Таким образом, представленный в этом разделе анализ состояния проблемы изучения диптерокарповых лесов Юго-Восточной Азии, проведенный по доступным нам литературным источникам, убедительно показывает неполноту существующих представлений о равнинных диптерокарповых лесах Вьетнама. Вместе с тем, опубликованные результаты единичных научных исследований, посвященные изучению этих растительных формаций, свидетельствует об уникальности равнинных диптерокарповых лесов Вьетнама не только для этой страны и полуострова Индокитай, но и Планеты в целом.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Полевые исследования проводились на экологической станции Тропического центра, расположенной в лесном массиве Ма Да. Перед началом работ был изучен доступный картографический материал. В сопровождении инженеров лесопромышленного объединения осмотрена значительная по площади территория и, по взаимному согласию, выбран участок первичного диптерокарпового леса площадью 4 км^2, не затронутый выборочными рубками. Основные исследования были проведены именно на этой территории. Вместе с тем, маршрутными обследованиями (пешими и с использованием автотранспорта) была охвачена площадь лесного массива в целом. Наблюдения, проведенные на маршрутах, подтвердили вывод о представительности участка, выбранного под полевую станцию и научно-исследовательский полигон. По договору с дирекцией леспромхоза данная лесная площадь на длительное время была выведена из лесопользования.

Экологическая станция Тропического центра была построена осенью 1989 года специально для проведения стационарных работ в диптерокарповом лесу.

*****

Строение представляло собой поднятый над поверхностью почвы (на 1 м) настил из досок, обрамленный невысокими (до 0,8 м) стенами и увенчанный двускатной крышей, поднятой на высоту 4 м. Пространство между стенами и крышей призвано было способствовать движению воздуха внутри помещения. Это архитектурное чудо, получившее название Бунгало на протяжении нескольких лет являлось нашим домом. Бунгало ветшало, ремонтировалось и подновлялось. Предполагалось, что порывы ветра будут врываться во внутрь бунгальное пространство и охлаждать разгоряченные тела ученых. Основные надежды возлагались на вечерне-ночное время — температурная инверсия, нисходящие потоки воздуха и т. д. К изумлению ученых, ветер и не думал начинаться ни в утренние, ни в вечерние часы. Сказать, что ветра не было совсем, было бы несправедливо: движение воздушных масс, раскачивающих кроны деревьев верхнего подъяруса мы могли наблюдать почти ежедневно, начиная с 10–11 часов по полудни. Странно было стоять, задрав голову и видеть, как на высоте 45–50 м мотаются из стороны в сторону кроны огромных деревьев, при том, что на лесном «дне» был полный штиль. Надежды на вечерний освежающий бриз также не оправдались, и это обстоятельство повлекло с собой проблемы, главная из которых именовалась проблемой засыпания.

В первое время крыша бунгало имела покрытие из рубероида, который, как несложно догадаться, под ласковым тропическим солнышком нагревался и размякал. Падающие ветки деревьев прилипали к поверхности крыши или пробивали ее насквозь. Очень скоро крыша приобрела весьма причудливые очертания, а сквозь некрупные отверстия в ней просвечивало небо. Во время очередного дождя начиналась суматоха, так как в уже привычных местах течь переставало, но открывались новые источники поступления атмосферной влаги прямиком на раскладушки. Когда ситуация с ежико-подобной дырявой и расплавленной крышей дошла до абсурда, был использован другой современный материал в виде оцинкованного железа. Местные жители не верили своим глазам, когда приходили любоваться на такую диковинку — в лесу стоит навес с дорогостоящим и так им нужным железом. Но, как оказалось, это была только одна сторона проблемы. Другая заключалась в том, что по ночам на крышу с высоты 15–20 м (а именно это расстояние отделяло ее от нижних ветвей деревьев) падали ветки и плоды диптерокарпов весом 20–50 г. Под создаваемый ими барабанный бой ночью о сне можно было уже не помышлять, занимаясь в утешение подсчетом удачно приземлившихся орехов. Через некоторое время, в период нашего непродолжительного отсутствия, железо с крыши исчезло, после чего внимание было обращено на местный недефицитный материал, и на стропила были уложены пальмовые листья. Теперь сверху раздавалось только легкое шуршание капель дождя или падающего растительного материала. Потом к этим звукам стали примешиваться другие, связанные уже с живыми организмами, предпочитающими сумрак, уединение и сухость. В крыше шла своя жизнь, мы не стремились вмешиваться в ее течение. Проблем это не создавало, если только не быть слишком мнительным. По истечению 2 лет покрытие из пальмовых листьев пришло в негодность, мы стали накрывать бунгало синтетическим брезентом — легким, прочным и не пропускающим воду. Однако это уже приходится на последние посещения равнинного леса (1993–1994 гг.), после 1995 года планомерные экологические работы в массиве Ма Да были прекращены, нас ожидали леса северного и центрального Вьетнама.

*****

Изначально была установка на то, что работы ведутся в течение всего года с небольшими реанимационными перерывами. Важно было наблюдать жизнь леса во все климатические сезоны, так как никто из нас не знал (и литература оказалась слишком скудна) о том, что происходит в лесу в сухой и влажные сезоны и что представляют они собой как таковые. В каждом из нас, прошедшем Бунгало, живут воспоминания той удивительной поры, когда мы только учились постигать Тропический лес и жизнь в нем, причем во многом исключительно на собственных ошибках. Это сплачивало нас, помогало работать и выживать.

На основании многолетнего обобщенного, и, в первую очередь, собственного опыта к настоящему моменту нами выработаны определенные требования к экипировке — в это понятие мы

включаем одежду, использование и хранение фото и видеоаппаратуры, ведение полевых записей, применение различных рюкзаков и поясных сумок, различный инструментарий (мачете, саперная лопата, компас и пр.).

Так, одежда должна отвечать требованиям легкости и прочности и быть выполнена из хлопчатобумажных тканей. На голове — кепка с козырьком от солнца. Рубашка или футболка выбираются в соответствии с привычками, обязательно заправляются в брюки. Короткий рукав привлекателен из-за жары и возможности легко обнаруживать пиявок, но руки будут исцарапаны в большей степени, чем при длинном рукаве. Использовать закрытые костюмы типа энцефалитных из-за жары не представляется возможным, не говоря уже о сетках Павловского и других вариантах накомарников. Просторные брюки комфортнее обтягивающих. Нижние части штанин должны быть заправлены в противо пиявочные бахилы, являющиеся неотъемлемым атрибутом экипировки. Бахилы шьются из прочной ткани так, чтобы свободно охватывали ногу и легко заправлялись в обувь. Верхняя часть бахил затягивается под коленом с помощью веревок или резинок. Функция бахил состоит в том, чтобы не допустить попадания снизу в штанину насекомых, наземных пиявок и других беспозвоночных. Легкий укол от пиявки, который подчас и не фиксируется, оборачивается не опасным, но малоприятным долгим (по несколько часов) кровотечением.

На важнейших вопросах организации и проведения полевых исследований в тропических лесах, включая разбивку базового и временных лесных лагерей, оборудование стационарного жилища, передвижение по лесу и ориентирование, личную экипировку и соблюдение мер безопасности и некоторых других, мы, с моим коллегой-орнитологом М.В. Калякиным, останавливаемся в отдельной статье (Кузнецов, Калякин, 2003г.).

Комплексный характер поставленных задач обусловил использование типовых методик, применяемых в биогеоценологии (Программа и методика биогеоценотических исследований..., 1974) с соответствующей «привязкой к местным условиям». Ниже, в подразделах 2.1–2.7 приведены методики, которым мы следовали при проведении почвенных, флористических, геоботанических исследований, изучении корневых систем деревьев и листового опада, учете плодов.

2.1. Микроклиматические и почвенные исследования

Микроклиматические наблюдения под пологом леса проводились в качестве вспомогательных, — они сводились к работам по определению количества выпавших осадков, по установлению дневного, суточного и сезонного хода температур как в приземном слое воздуха, так и верхних почвенных горизонтах, а также освещенности под лесным пологом. Суточный ход температур составляли по показаниям четырех термометров, установленных под пологом леса на высоте 0,3 м и 1,5 м. Показания снимали каждый час в интервале от 6 до 19 часов. Для определения хода ночных температур были использованы термометры, вывешенные на удалении 50 м от полевой экологической станции. Температуру почвы фиксировали почвенными термометрами Савинова, которые вкапывали на глубину 5 см, 10 см, 15 см, 20–25 см. Внутри и на поверхности листового опада также располагали термометры. Показания термометров снимали каждый час. Объем выпавших атмосферных осадков фиксировали используя приемную воронку от дистанционного осадкомера из комплекта метеорологической станции Лайкор (Li-Cor). Для изучения хода освещенности применяли люксметр Ю-116 и люксметр Лайкор (Li-Cor Line Quantum LQA 0802). Приборы устанавливали на высоте 0,5 м от поверхности почвы и на удалении 0,3 м друг от друга. Впоследствии люксметр Ю-116 перемещали в точки как с более разреженным, так и более плотным лесным пологом. Съемка показаний проводилась с 6 до 18 часов (с восхода до густых сумерек) в течение трех дней в конце сухого и дважды во время влажного сезона (всего отработано 9 дней). Отсчет брали ежеминутно, фиксируя от 3 до 7 показаний за одну минуту. Освещенность также измеряли и на открытых местах (в лесных «окнах» и на вырубках).

Изучение структуры почвенного покрова и водного режима почв проводили с использованием традиционных методик, подробно изложенных в методических руководствах и научных трудах по почвоведению (Фридланд, 1964; Роде, 1965,1969; Роде, Смирнов, 1972; Глазовская, Геннадиев, 1995). Применялись следующие методы: закладка почвенных разрезов и прикопок, бурение почвенных скважин с отбором образцов на морфологию и влажность. Названия почв и генетических горизонтов приводятся по В.М. Фридланду (1964).

За период исследований заложено 23 прикопки и 4 почвенных разреза (они же впоследствии и корневые траншеи). Глубина прикопок составила 40–90 см, разрезов — 140–230 см. Строение почвенной толщи изучалось нами посредством описания почвенных генетических горизонтов в разрезах и прикопках. Для базового почвенного разреза было выбрано место на грани-

це проекции кроны крупного экземпляра *Dipterocarpus dyeri* (высотой 44 м), на плакорном участке с отметкой 69 м над уровнем моря. Глубина разреза 1,8 м, ширина рабочей стенки 60 см. Выделение генетических горизонтов проводили по цвету, структуре и плотности сложения. Затем следовало описание каждого почвенного горизонта, брали образцы на морфологию и влажность, почвенными термометрами измеряли температуру различных слоев, определяли мощность корнеобитаемого слоя. При фиксировании глубины проникновения корней древесных и травянистых растений в почвенную толщу обязательно указывали слои почвы с максимальной и минимальной насыщенностью корнями. По завершению почвенных работ стенки разреза использовались для проведения раскопок корневых систем деревьев, лиан и трав.

Бурение почвенной толщи проводили с целью изучения динамики влажности почвенных слоев. После определения влажности образцы почвы, высушенные в лабораторных условиях, перекладывали из почвенных стаканчиков в пластиковые чашки Петри, маркировали и выстраивали в колонки, согласно глубине взятия образца. Подробное описание этих почвенных образцов позволило получить дополнительную информацию о строении почвы. Сравнение описаний образцов из скважины, заложенной в 4 м от рабочей стенки почвенного разреза, и образцов из самого разреза показало их высокую совпадаемость. В общей сложности было заложено 32 почвенные скважины глубиной до 2,5 м. Образцы почвы брали послойно, через каждые 10 см, использовался ручной бур марки АМ-27 (бур мерзлотный!) со щелевым стаканом-наполнителем. В основном, бурение проводили с середины влажного и до начала сухого сезона. Особенности строения почвенной толщи (мощный плотный слой из железистых конкреций) позволяют использовать ручной бур только в период высокой влажности почвогрунтов. При высыхании латеритного горизонта наполнение почвенного стакана затруднено или не происходит вовсе, так как возросшая плотность сцементированного горизонта конкреций препятствует заглублению бура в почвенную толщу. Так, если во влажные латеритные слои бур заглублялся на каждые 10 см с одной промежуточной чисткой стакана, то при прохождении этих же слоев в условиях их низкой влажности необходимо от 3 до 5 промежуточных чисток, причем морфологические признаки почвы поступающей в стакан нельзя признать показательными (конкреции крошатся). Образцы почвы, полученные во время сухого сезона пригодны только для определения влажности.

В целях выяснения возможного экранирующего влияния земляных гнезд (куполов) термитов на влажность залегающих под ними почвенных слоев, проводили бурение термитников и почвенных слоев под ними. В непосредственной близости от термитников закладывали контрольные почвенные скважины. Определение весовой влажности образцов почв проводили согласно общепринятой методике. Для этого в лаборатории пустые стаканы предварительно взвешивали на рычажных аналитических весах. В полевых условиях стаканы с отобранной почвой взвешивали для получения значений веса сырой почвы. Затем стаканы без крышек выставляли в защищенное от дождя место на предварительное просушивание. Досушивание образцов проводили в условиях лаборатории в сушильном шкафу.

2.2. Специфика полевого определения деревьев и лиан

В тропических дождевых лесах исследователи сталкиваются с серьезными трудностями, связанными с идентификацией деревьев и лиан, выносящих свои кроны на высоту до 40 м. Казалось бы писать об этом вслед за классиками тропического природоведения банально, но трудность эта очевидна и преодолевать ее удается постепенно — в процессе длительной работы. Нашим полевым исследованиям в равнинном диптерокарповом лесу предшествовало изучение гербария в Институте тропической биологии и биологических ресурсов г. Хошимина. Работа в гербарии проводилась регулярно на протяжении первых двух лет исследований, в результате чего были просмотрены сборы по наиболее крупным тропическим семействам.

Добывание необходимой информации при установлении таксономической принадлежности растений (а число только деревьев и лиан на 1 га достигает почти сотни видов), подчас пропорционально протяженности маршрутов. Но и здесь имеются свои особенности. В течение первых двух дней работы в лесу выявление растений идет очень активно, при этом, отсеиваются, но подсознательно накапливаются спорные или не установленные растения. После трех-пяти дней наступает заметный спад в результативности работы. Не имея представления об этой особенности (которую мы между собой прозвали «информационной блокировкой на почве перенасыщения информацией»), я, пересиливая себя, пытался продолжать определять растения, но тщетно. Возникали общее замешательство и паника. Затем, видимо, срабатывали защитные механизмы — голова отказывалась думать, организм настоятель-

но требовал релаксации, поскольку такое состояние связано не только с информационным насыщением, но и с реальной физической усталостью. Высокие температуры воздуха (включая ночные) и влажность, длительные переходы, внутреннее напряжение, привыкание к специфической пище — все это, суммируясь, начинает заявлять о себе. Лучше всего в это время на 1–2 дня запланировать такую работу, как зарисовка собранных образцов или фотографирование. Следует заметить, что последнее является совершенно специальным видом работы и желательно реализовывать ее отдельно, не смешивая с какой-либо другой. Непродолжительное переключение с одного рода деятельности на другие, как правило, приносит положительные плоды. Информация рассортировывается, устанавливаются связующие ниточки между фактами, и ... вдруг «трудные» растения начинают определяться «сами собой».

В экспедициях на новые территории я стараюсь по максимуму «загрузить» себя в течение первых трех дней. Работа с «трудными» деревьями разделяется на несколько этапов. Первый — этап, когда активно привлекаются все досягаемые идентифицирующие признаки, а именно, присущие стволу, кроне и корневой системе. Внешний осмотр: форма поперечного сечения ствола, цвет, рельеф, текстура и плотность коры, наличие досковидных, ходульных корней и другие особенности строения базальной части ствола, затем исследование среза коры до древесины, фиксируя цвет и запах, а также цвет вытекающего сока, если таковой появляется, скорость его вытекания. Для этого длинным широким ножом или мачете делается продольный срез (зарубка) коры до древесины. Далее осуществляется попытка проникнуть взглядом в лесной полог и выхватить характерный фрагмент кроны. Когда дерево высотой более 20 м — то с помощью бинокля. Следующая коллекция признаков — листья: сложные или простые, крупные или мелкие, листорасположение, особенности окраски верхней и нижней сторон листовых пластинок, наличие опушения; цветки, соцветия, плоды. Если крона дерева высоко поднята над землей, то очень часто плотный полог деревьев нижнего подъяруса, а также лианы и эпифиты не позволяют собрать эти признаки, — тогда начинаю сличать листья в кроне с лежащими под деревом и ворошить опад в поисках плодов, цветков или их фрагментов. К этому моменту семейство уже вырисовывается и дальнейшая битва ведется за название рода. В общей сложности на такую операцию по идентификации деревьев и лиан в лесу (при интенсивном мозговом штурме) затрачивается до 40 минут, иногда — час и более. И тогда важно не переусердствовать, лучше временно снять осаду и заняться более результативным делом и «податливыми» видами. На установление таксономической принадлежности некоторых древесных пород у меня уходило от 3 дней до недели. С *Elaeocarpus darlacensis* (Elaeocarpaceae) я промучился почти месяц, пока не набрел на плодоносящее дерево. Некоторые деревья, получив условные названия, жили под этими вымышленными именами длительное время. Как, например, *Diospyros buxifolia.* Изначально это растение было причислено к подпологовым, к нижнему древесному подъярусу. Называлось незатейливо: деревце с копеечными листьями. Только через несколько месяцев удалось обнаружить взрослый экземпляр. Найти его помогли птицы, поднявшие шум в кроне дерева, где поедали мелкие плоды. Все признаки плодов, собранных под кроной дерева на поверхности почвы, требовали отнести эту породу к хурме. Так перестало существовать «подпологовое деревце». Значительные проблемы возникают с деревьями, имеющими в онтогенезе стадию диморфизма листовых пластинок. Вот уж когда может быть действительно трудно. Подобное явление отмечено во многих семействах, поэтому концентрация внимания не только на больших деревьях, но и на их самосеве и подросте, растущих вблизи, может сослужить хорошую службу в других ситуациях.

В ряде случаев (особенно во время работы на новых территориях) идентификация сводилась к установлению только родовой принадлежности деревьев и лиан или даже принадлежности к семейству. Это связано со слабой изученностью флоры района исследований, а также с несовпадением сроков пребывания исследователя в лесу со сроками цветения и плодоношения растений. Идентификация лиан часто осложняется почти невозможностью распознать в древесном пологе ветви и листья деревьев и лазающих по ним лиан. Установлению таксономической принадлежности лиан диптерокарпового леса нами был отведен 1994 год, когда из 120 дней проведенных в лесу, большая их часть была посвящена растениям именно этой жизненной формы.

Гербарный материал собирался, преимущественно в лесных «окнах», образовавшихся в результате падения крупных деревьев. Такие деревья увлекают за собой находящиеся в их кроне и на стволе лианы и эпифиты, ломают и пригибают стволом и массивной кроной растущие рядом деревья. Специальных рубок крупных деревьев с целью сбора гербарных образцов не велось. Эпизодически из гладкоствольного (16 калибра) оружия (в период с 1989 по 1991 годы) отстре-

ливали тонкие (до 3 мм диаметром) ветки из крон цветущих деревьев. Однако реально это было осуществить лишь в случаях, когда искомая ветка находилась на высоте до 12–13 м.

Каждое найденное на маршруте упавшее дерево подробно промеряли, фиксируя: диаметр ствола на высоте 1,3 м от комля, диаметр ствола под кроной, количество ветвей первого порядка ветвления и диаметры в их основаниях, число порядков ветвления на ветках, размеры листовых пластинок, особенности строения ствола и корневой системы и многое другое. Далее составляли подробное морфологическое описание, обследовали крону на наличие паразитических и эпифитных растений.

Следует заметить, что применительно к одревесневающим лианам нами употребляются термины «ствол» и «стебель» как синонимы.

2.3. Методика флористических и геоботанических исследований

За основу была взята геоботаническая схема с элементами таксационного описания древостоев на лесных пробных площадях. Размеры учетной площадки в нашем случае подбирались таким образом, чтобы в ней нашли отражение как флористическое разнообразие так и пространственная структура древостоя. Первым этапом к определению размера учетной площадки явилось составление списка основных родов растений, встречающихся на данной территории. По результатам рекогносцировочного обследования выбранного участка леса площадью 1,5 км^2 был составлен список, включивший 90 родов из 37 семейств, что соответствовало 160–200 видам деревьев и лиан.

Работа на пробной площадке (ПП) размером 20 × 20 м, принятой нами за основную учетную единицу в диптерокарповых лесах массива Ма Да складывалась следующим образом: каждая ПП была разделена маркировочными капроновыми шнурами на сеть более мелких площадок (Пп) размером 5 × 5 м. Преимущество подобного деления заключается в том, что каждая Пп является самостоятельной единицей для описания трав, лиан, эпифитов, полуэпифитов, самосева и подроста древесных пород. Сумма описаний Пп дает более подробную характеристику ПП. На описание учетной площадки в 400 м^2 затрачивалось 32–38 человеко-часов (при условии работы в одиночку).

Для полевых описаний ПП и Пп мы использовали специально подготовленные карточки, облегчающие внесение необходимой информации. Одни карточки заполняются для древесных растений, другие — для трав, подроста и небольших деревьев. Бланк общего геоботанического описания ПП представляет собой таблицу, состоящую из следующих граф: порядковый номер; название растения — семейство, род, вид; ярус; подъярус, общая высота растения; высота основания кроны; высота максимального диаметра кроны; диаметр ствола на высоте 1,3 м; радиус кроны; форма кроны; жизненная форма (дерево, куст, лиана, эпифит, полуэпифит, наземное травянистое); визуальная оценка характера распределения растений по площади (для трав, древесных, самосева, подроста и лиан) — равномерное, групповое, одиночное; фенофаза; обилие трав по шкале Друде. В нижнюю часть бланка вносились сведения об особенностях площадки: степень сомкнутости крон, наличие упавших стволов, степень проективного покрытия трав и другие. По завершении геоботанического описания проводили зарисовку каждой Пп (5 × 5 м) в масштабе 1 см = 1 м, фиксируя местоположение каждого дерева и проекцию его кроны, границы травяных парцелл, отмечая особенности рельефа, в том числе локальные депрессии и возвышения, наличие земляных гнезд термитов. В заключение составлялось описание растительного опада, включающее сведения о его мощности, составе, степени сохранности и поврежденности термитами листовых пластинок, а также о наличии и обилии копролитов дождевых червей и пр.

Описание крупных лесных пробных площадей размером 1–2 га складывалось из серии описаний круговых площадок, выполненных с использованием геодезических инструментов. При этом учитывали деревья диаметром от 10 см и выше. Для учета более мелких деревьев, а также трав закладывали площадки размером 5 × 5 м. В выбранном участке древостоя устанавливали на фотографическом штативе (ШФ-7) буссоль (БГ-1). Определяли азимутальное направление до выбранного дерева. Шагами устанавливали удаленность объекта от буссоли (периодически расстояние корректировали 30-метровой рулеткой). На дереве при помощи канцелярской кнопки закрепляли бумажную табличку с указанием порядкового номера дерева, номера площадки и расстояния до буссоли. В журнале фиксировали: азимут, расстояние до дерева, его таксономическую принадлежность, диаметр ствола на высоте 1,3 м, высоту дерева, высоту основания кроны, радиус кроны, форму кроны, высоту поселения эпифитов, наличие на стволе и в кроне лиан, состояние дерева (в том числе наличие плодовых тел грибов и различных повреждений), наличие досковидных корней и их параметры (высоту по стволу, протяженность от ствола или длину и толщи-

ну ребра корня), фенофазу, присутствие под кроной растительного опада. Глазомерную оценку высотных параметров дерева контролировали с помощью эклиметра — высотомера (ЭВ-1У1) и промаркированного шеста (6 м). В равнинном диптерокарповом лесу доступный уровень визуального обнаружения составляет 30–35 м. Такой радиус и определил максимальный размер круговой площадки, равный 0,3 га. После составления описания буссоль со штативом переносили на следующий участок. На описание одной круговой площадки при условии работы двух человек затрачивалось 10–12 часов.

В общей сложности было заложено 48 площадок по 25 м², 3 площадки по 400 м², а также дополнительно, по трансекте, — 16 площадок по 25 м² для описания травяного покрова и одна площадка — площадью 1,5 гектара, сложенная пятью круговыми площадками.

Названия растений приводятся в соответствии с иллюстрированной сводкой по флоре южного Вьетнама (Pham Hoang Ho, 1999), и Таиланда (Gardner Simon, 2000), принадлежность цветковых растений к семействам приведена согласно А. Тахтаджяну (1987). Рисунки и фотографии выполнены автором.

2.4. Корневые системы

Исследование корневых систем древесных пород проводили методом корневых раскопок (Эрперт, 1974; Красильников, 1983; Кузнецов 1989), а также посредством обследования и подробного описания корней, обнажившихся при вывале деревьев.

Корневые раскопки проводили до глинистых слоев, максимальная глубина траншеи — 2,3 м. При обследовании корней у вывалившихся и выкорчеванных деревьев их комлевую часть очищали от почвы, обнажившиеся корни измеряли и фотографировали. При корневых раскопках отмечали наличие центрального корня и его протяженность, а также якорных или вертикальных корней, отходящих как от горизонтальных, так и непосредственно от досковидных корней. Установление вертикальной протяженности первичного стержневого корня для самосева проводили путем закладывания почвенного шурфа необходимой глубины (0,6–0,9 м), для подроста высотой более 3 м — закладывали траншеи по типу почвенного разреза. Траншеи подготавливали с помощью саперной и совковой лопат, для рыхления латеритных слоев использовали лом и кирку. Подобные почвенные работы возможны только во влажный сезон, при этом наилучшее время — июль-август. Для препарирования корней на рабочей стенке траншеи (разреза) использовали различные отвертки, для промеров корней — ручную рулетку и штангенциркуль. Рабочие стенки траншей с отпрепарированным центральным корнем схематически зарисовывали и, по возможности, фотографировали. Раскопки главного корня вели до глинистых горизонтов (180–230 см). В случае внедрения корня в глинистый горизонт промеряли его диаметр в этом месте и дальнейшие раскопки не проводили.

Корневые системы взрослых деревьев изучали путем обследования корневого кома вывалившихся древесных пород. Обследовали также выкорчеванные пни (преимущественно бобовых) с хорошо сохранившимися скелетными корнями. Комли вывалившихся деревьев (объемом приблизительно 1 м³) очищали от почвы, впрессованных глыбообразных включений известняковых пород (кальцитов) до обнажения вертикальных (якорных) корней. Проводили общее описание корневой системы: морфологические особенности горизонтальных и вертикальных корней, указывалась их протяженность, максимальная концентрация, особенности ветвления и поверхности корней. Промеряли длину корней, их диаметры в зависимости от удаления от ствола дерева (для горизонтальных корней) или заглубления (для якорных). Использовали те же инструменты, что и при корневых раскопках.

В общей сложности обследовано 23 вывалившихся дерева, из них: 6 экземпляров *Dipterocarpus dyeri* (Dipterocarpaceae), 1 — *Shorea cochinchinensis* Pierre (Dipterocarpaceae), 1 — *Parkia dongnaiense* Pierre (Fabaceae), 1 — *Machilus odoratissima* Nees. (Lauraceae), 1 — *Tarrietia javanica* Bl. (Sterculiaceae), 3 —*Buchanania lucida* Bl. (Anacardiaceae), 1 — *Irvingia malayana* Oliv. ex Benn. (Irvingiaceae), 1 — *Elaeocarpus darlacensis* Gagn. (Elaeocarpaceae), 1 — *Lagerstroemia duperreana* Pierre ex Gagn. (Lythraceae), 1 — *Acronychia laurifolia* Bl. (Rutaceae), 2 — *Mangifera cochinchinensis* Engl. (Anacardiaceae), 1 — *Pterospermum grandiflorum* Craib (Sterculiaceae), 1 — *Vitex annamensis* Dop. (Verbenaceae), 1 — *Paracleisthus siamensis* (Gagn.) Craib (Euphorbiaceae), 1 — *Xerospermum microcarpum* Pierre (Sapindaceae).

Важные дополнительные сведения о вертикальной протяженности корней деревьев были получены во время посещения подземного лагеря партизан, расположенного на территории лесхоза Хиеу Лием. Ходы проложены здесь на глубине до 7 м (!), давность сооружения этих хорошо сохранившихся многометровых тоннелей 50–60 лет! При обследовании стен с фонарем и после небольших зачисток мы обнаружили, что даже на глубине 6,5–7 м встречаются корни деревьев

диаметром 0,7–1,2 мм. Стенки тоннелей были влажные и прохладные, глина легко формовалась.

2.5. Листовой опад

Для учета опавших листьев, веток, плодов и других частей растений (мортмассы) использовали типовую методику с небольшими изменениями и дополнениями. Нами были использованы опадоуловители размером 1 × 1 м, которые устанавливались непосредственно на поверхности почвы и над поверхностью почвы на высоте 0,5 м. При установке опадоуловителя, в почву на глубину 30 см вбивали стальные прутья, располагая их так, чтобы над поверхностью почвы находились отрезки прутьев длиной не менее 20 см. На прутья горизонтально накладывали капроновую сеть с ячеей 1 × 1 см, растягивали и опускали ее на предварительно расчищенную поверхность почвы. В качестве ограждения (стенок) опадоуловителя использовали ленту из пластиковой сетки, благодаря этому при разборе опада дно и стенки можно было легко снимать. Опадоуловители были установлены с интервалами 3 м на трансекте длиной 36 м, проложенной от ствола крупного диптерокарпа, а также в лесных окнах и низинных участках рельефа. В качестве контрольных использовали опадоуловители, имеющие дощатые стенки и дно из стальной сетки с ячейками 3–4 мм, поднятые над поверхностью почвы на высоту 0,5 м. Такие учеты опада проводили в течение одного года.

В дальнейших исследованиях мы отказались от стационарных опадоуловителей, описанных выше, поскольку они не позволяют в полной мере учитывать роль термитов в утилизации листового и веточного опада. Поэтому определение остаточного количества мортмассы проводили с помощью специального шаблона. От ствола *Dipterocarpus dyeri* в выбранном направлении по 30-метровой рулетке прокладывали трансекту длиной 60 м, вдоль которой с интервалом в 3 м и на удалении от ленты рулетки вправо или влево не более чем на 1 м), брали пробы опада. Шаблоном служил металлический обруч площадью 0,53 м². После укладки шаблона на поверхность опада, в центр круга вбивали маркированный деревянный колышек (как ориентир для повторных учетов). Затем составляли краткое описание опада, включающее следующие пункты: таксономическая принадлежность листовых пластинок, мощность слоя и состояние опада, наличие и характер повреждений на листьях (например, листовые пластинки были объедены в кроне личинками чешуекрылых или повреждения листовых пластинок обусловлены фуражировочной деятельностью термитов и пр.), наличие веток, плодов, семян, цветков. Опад собирали в брезентовые мешки и этикетировали. В лабораторных условиях собранный опад разбирали по фракциям, укладывали в конверты из кальки и сушили в течение 6–8 часов в сушильном шкафу при температуре 70–80° С, после чего взвешивали. При разборе опада подсчитывали количество листовых пластинок, фиксировали их параметры, степень повреждения и, по возможности, определяли таксономическую принадлежность растений (по листьям или их крупным фрагментам). Помимо взятия проб на постоянных местах, при маршрутных обследованиях отбирали образцы опада из различных биотопов.

В целях установления динамики переработки листового и веточного опала термитами, на специально подобранных площадках (площадью 1 м²) в качестве моделей выкладывали листья *Dipterocarpus dyeri*, предварительно этикетированные. В течение года проводили глазомерную оценку состояния этих листьев.

2.6. Учет плодов *Dipterocarpus dyeri*

Для наблюдений за разлетом плодов из кроны диптерокарпа, в качестве модельного было выбрано дерево высотой 55 м, с кроной протяженностью 21 м и радиусом 12–14 м. Одновременно проводились эксперименты по сбрасыванию плодов с 10-метровой лестницы, установленной в лесу.

Учет распределения плодов диптерокарпов по поверхности почвы проводили на трансекте длиной 57 м, соединяющей стволы двух крупных экземпляров *D. dyeri*. Учет проводили в середине апреля после полного опадения плодов из крон обоих деревьев. Использовали рулетку длиной 30 м и шаблон — металлический обруч площадью 0,53 м². По рулетке, через каждые 2 м (1, 3, 5, 7, ..., 57 м) в трехкратной повторности выкладывали обруч (с центром на трансекте, затем вправо и влево на удалении 2–3 м от ленты рулетки). В зоне, ограниченной шаблоном, учитывали: общее количество плодов, количество плодов без видимых повреждений; количество поврежденных плодов с указанием характера повреждений (погрызы белками или лесными крысами, повреждения фазанами, термитами); количество проросших плодов; определяли направление закручивания каждого плода (по- или против часовой стрелки), отмечали аномалии в морфологии плодов (наличие 3–4 крыловидных выростов и др.). У части собранных плодов в лабораторных условиях промеряли диаметр ореха, длину и ширину крыловидных выростов. Всего было заложено 87 круговых площадок.



Полевая экологическая станция Тропического центра



Dipterocarpus dyeri: на переднем плане ветка с листьями и плодами, на заднем — ствол дерева диаметром 110 см



Лесная лаборатория



Образцы почв



Срез коры *Knema longifolia*



Крупный экземпляр *Irvingia malayna* с досковидными корнями и термитниками



Первичный тропический лес с доминированием *Lagerstroemia duperreana*, *Dipterocarpus kerrii*, *Dipterocarpus turbinatus* и *Buchanania lucida*



Массированное применение напалма в годы Второй Индокитайской войны — фотография из фондов музея Славы партизанского движения, расположенного на территории лесхоза Хиеу Лием (массив Ма Да)

ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА РАВНИННОГО ДИПТЕРОКАРПОВОГО ЛЕСА

3.1. Географическое положение и климат

В настоящий момент лесной массив Ма Да представляет собой самый южный для Вьетнама и полуострова Индокитай в целом, участок территории, покрытый первичными тропическими лесами (рис.2). К южной границе массива Ма Да примыкает водохранилище Чи Ан с гидроэлектростанцией, в 75-и км — расположена мощная урбанистическая зона, включающая г. Хошимин и города-спутники (Бинь Хоа, Тху Дык), а также акватории крупных рек Донг Най, Сайгон и Меконг.

Рельеф территории преимущественно равнинный, мягко волнистый с отметками над уровнем моря от 30–90 м в центре массива до 150 на западе и 350 м на северо-востоке. Геологическая платформа образована глинистыми сланцами (возможно платформа сложена базальтами и перекрыта сланцами в более позднее геологическое время) и залегает, в зависимости от рельефа, на глубине 5–7 м и более от поверхности. Обнажения сланцевых пород наблюдаются на дне пересыхающего русла реки Донг Най, перегороженного сбросной плотиной гидроэлектростанции Чи Ан. Хорошо заметна наклонная (30–45°) слоистость сланцевых плит, а также глубокие впадины на поверхности платформы — глубиной до 3–5 м и площадью до 400 м^2. Кроме того, на поверхности сланцев залегают кальциты. В лесу кальциты часто выходят на поверхность (в виде призматических глыбистых образований, в отдельных случаях скопления крупных кальцитов, залегающие на глубине 60–80 см, могут препятствовать заглублению вертикальных корней древесных пород.

Гидрологическая сеть развита слабо и представлена небольшими реками, сильно пересыхающими в сухой сезон. Река Ма Да (приток реки Донг Най) имеет ширину 10–15 м, глубина реки во время влажного сезона доходит до 2–3 м, течение быстрое. Река Ма Да питает небольшие лесные речки шириной 3–5 м, наполняющиеся водой в третьей декаде июня и пересыхающие в сентябре-октябре. Глубина таких рек 0,2–1,5 м, течение слабое. Берега р. Ма Да покрыты куртинами мощных бамбуков высотой до 20 м (*Dendrocalamus* sp.), долины лесных рек заняты, как правило, пальмовыми (*Licuala* sp., *Calamus* spp.) зарослями.

Климат южной части Вьетнама — резко выраженный муссонный, с чередованием протяженных сухого и влажного сезонов. Сухой (или маловдождный) сезон начинается с ноября (иногда ок-

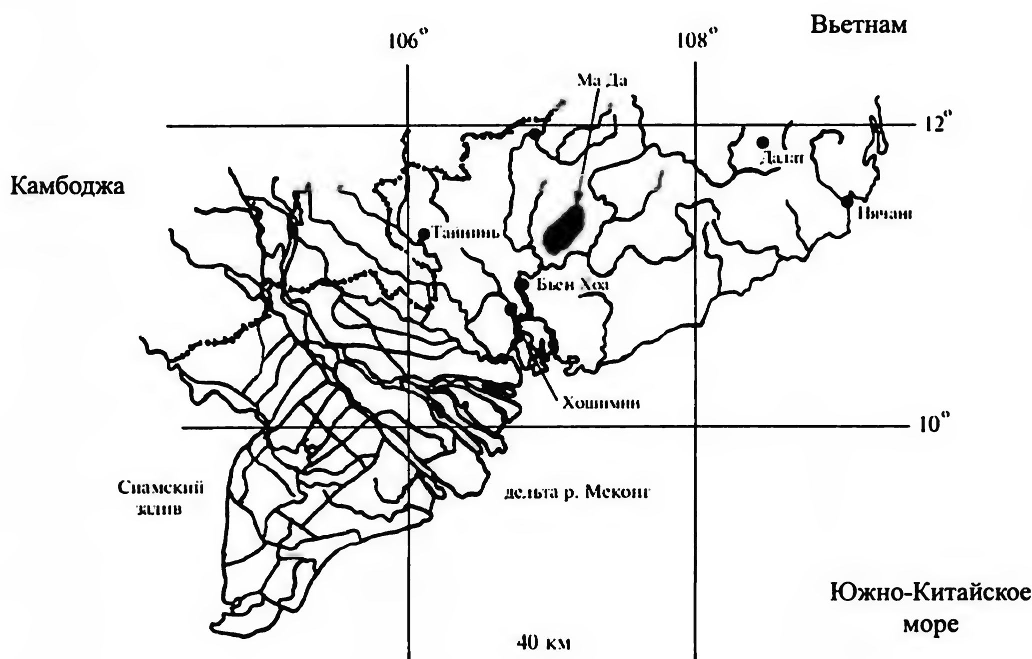


Рис. 2. Местоположение лесного массива Ма Да.

тября) и длится до апреля-мая, влажный (или сезон дождей) — с апреля-мая по октябрь (ноябрь).

Среднемесячные температуры воздуха сухого и влажного сезонов отличаются на 2–3° С и составляют, соответственно, в сухой сезон 26–27°С, во влажный 24° С. Годовое количество осадков колеблется от 1900 до 2100 мм. На протяжении всего сухого сезона выпадает 200–300 мм осадков, т.е. до 50 мм в месяц. Максимум осадков — 1000–1200 мм — приходится на три из шести месяцев влажного сезона — июль, август, сентябрь, в течение апреля, мая, октября выпадает 400–600 мм. На рис. 3 приведены климадиаграмма по данным метеостанции г. Бьен Хоа (Bien Hoa), ближайшей к массиву Ма Да, в таблице 2 — средние климатические данные за период 1977–1987 гг.

Леса массива Ма Да при продвижении на север и северо-восток переходят через лесные массивы Винь Ана и Национального парка Кат Тиен в предгорные и горные леса Бао Лока (плато Далат — высоты до 2200 м — южная оконечность горного массива Чыонг Шон, берущего начало в Гималаях). На востоке от массива Ма Да рельеф выравнивается и понижается к морю, суглинистые почвы сменяются на песчаные, на которых в прибрежной зоне сохранились участки первичных сухих диптерокарповых лесов. На западе до 70-х годов двадцатого столетия леса массива Ма Да через провинции Шонг Бе и Тай Нинь, где произрастали сухие диптерокарповые леса на аллювиальных почвах, соединялись с лесами Камбоджи.

Во время Второй Индокитайской войны (1961–1975 гг.) эти провинции почти полностью

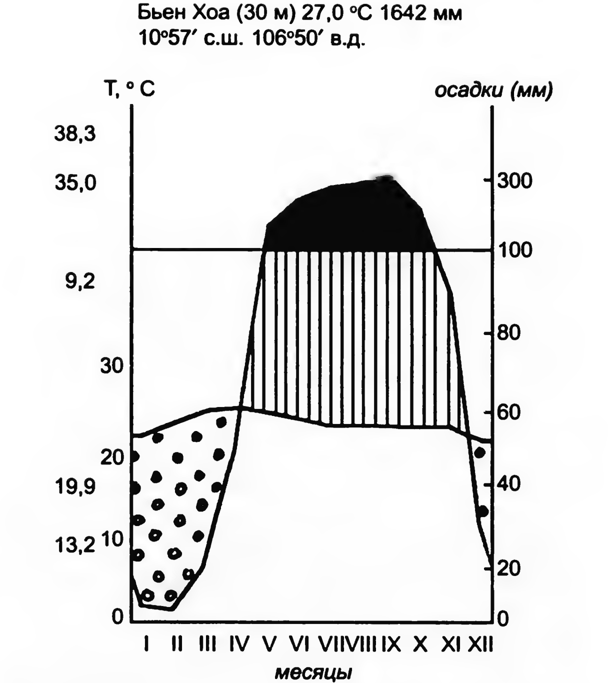


Рис. 3. Климадиаграмма г. Бьен Хоа, ближайшего к лесному массиву Ма Да.

лишились лесного покрова в результате военного применения дефолиантов, вызвавших усыхание большинства лесных пород, с последующим использованием напалма и расчисток с помощью бульдозеров-скреперов. Таким образом, одним из печальных итогов военных действий явилась изоляция массива Ма Да от первичных лесов Камбоджи. Ширина разделительной зоны в настоящее время достигает 80 км. На самом юге Вьетнама на побережье в и дельте реки Меконг до войны росли мангровые леса, также подвер-

Таблица 2
Климатические показатели по данным метеостанции г. Бьен Хоа

Климатические параметры	Месяц												Среднее / сумма
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Скорость ветра, м/сек	1,8	2,2	2,4	2,4	1,8	1,6	1,8	1,7	1,7	1,4	1,5	1,6	1,8
Относительная влажность, %	71	68	68	70	78	82	84	84	84	82	75	78	78
Число дней с осадками	0,8	0,5	1,4	3,9	12,0	14,1	15,8	16,1	15,8	12,6	7,2	2,8	103
Осадки, мм	5,1	4,2	15,4	46,5	158,1	235,0	268,0	281,9	297,5	211,5	89,1	27,7	1641,6
Средняя дневная температура воздуха, °С	25,2	26,9	28,4	29,0	28,6	27,8	26,9	26,8	26,8	26,7	26,4	25,2	27,0
Максимальная дневная температура воздуха, °С	32,1	33,7	35,0	35,0	33,8	31,6	31,2	31,2	31,2	31,3	31,5	30,9	
Минимальная дневная температура воздуха, °С	19,9	21,7	23,6	25,4	25,2	24,4	24,0	23,8	24,0	23,6	22,8	20,6	
Продолжительность солнечного сияния, час	266,7	255,1	283,4	259,0	233,7	161,0	194,3	182,6	169,7	211,4	197,4	236,0	2650

гшиеся обработкам гербицидами. Теперь здесь выращивают лесные культуры из деревьев *Rhizophora* sp.

Массив Ма Да — это понятие собирательное. До войны это был мощный лесной массив, в котором вели выборочные рубки и организовывали охоту на крупных животных. После войны, В 1981–1982 годах здесь были организованы три лесозаготовительных предприятия: лесхозы Хиеу Лием, Ма Да и Винь Ан, которые около 20 лет оставались рентабельными. К 2002 году стало очевидным, что деловой древесины осталось чрезвычайно мало, да и провинциальные власти (пров. Донг Най) указали на необходимость сохранения оставшихся лесов. Таким образом, говоря о массиве Ма Да, мы подразумеваем территории трех лесхозов, оговаривая в отдельных случаях, о каком участке идет речь. В настоящее время массив Ма Да простирается от 11°07′ до 11°30′ сев. широты и от 106°54′ до 107°13′ восточной долготы. Координаты лесной экологической станции Тропического центра в массиве Ма Да 11°18′50″ северной широты и 107°04′18″ восточной долготы.

3.2. Лесной микроклимат

3.2.1. Температурный режим

На графиках (рис. 4) представлен ход температуры воздуха под пологом леса на высоте 1,5 м от поверхности почвы.

С восходом солнца (6 час. 30 мин.) температура постепенно поднимается и достигает максимума к 13–14 часам и снижается после 16 часов. Вечерне-ночные температуры близки утренним. Дневные температуры, по нашим наблюдениям, как правило, не превышают отметки 32°С. Исключение составляют отдельные дни марта, когда воздух прогревается до 33–34°С. В целом, наиболее высокие температуры воздуха характерны для послеполуденного времени месяцев сухого сезона. Минимальные утренние температуры наблюдаются во время сухого сезона и равны 20–21°С. В период с декабря по март нами единично отмечалась температура 18–19°С. Предположительно, в кронах деревьев верхнего подъяруса температура опускается еще ниже и составляет 15–16°С. Столь низкие температуры могут служить отправной точкой для начала смены листьев, в частности у представителей рода *Dipterocarpus*. Максимальная амплитуда колебания дневных температур характерна для сухого сезона (февраль-март), сравнительно ровный ход температур наблюдается в середине влажного сезона (июль-август).

Ход температуры на поверхности листового опада, на поверхности почвы под опадом (граница опад-почва) и на глубине почвы 15 см (плакорный участок, в 4 м от ствола крупного экземпляра *Dipterocarpus dyeri*) показан на рис. 5 (в сухом сезоне — 21.II, 30.IV и во влажном — 19.VII, 27.VIII). Очевидно, что в значительной степени, ход температуры поверхности листового опада следует за ходом температуры приземных слоев воздуха (рис. 4), однако ход температуры на графиках рис. 5 более плавный и сглаженный, с небольшими суточными амплитудами. На температуру поверхности листового опада влияют солнечные блики и состояние самого листового опада — его влажность и степень деструкции. Так, в малодождный период температура опада достигает своих максимальных значений, приближаясь и даже, в отдельных случаях, превышая температуру воздуха (абсолютный максимум, отмеченный нами в марте + 35°С). Дневные пиковые температуры приходятся на полуденное время. С началом влажного сезона амплитуда колебаний дневных температур опада снижается до 2–3°С (в сухом — 8–10°С) при среднем значении температуры 25–26°С. В августе дневные температуры опада и воздуха практически совпадают, в последующие месяцы, с изменением режима регулярного выпадения осадков, различия в ходе температуры постепенно усиливаются. Следует отметить, что после выпадения осадков температура опада временно понижается на 1–2°С (рис. 5: 27.VIII — дождь после 10 часов) в результате испарения воды.

Дневной ход температуры на поверхности почвы под слоем листового опада относительно ровный в течение всего года. В самые жаркие месяцы сухого сезона амплитуда колебаний температуры на границе опад-почва составляет всего 2–3°С, во влажный — 3–4°С. По сравнению с температурой поверхности листового опада температура под слоем опада значительно ниже, особенно во время сухого сезона. Это может объясняться не только прямым экранирующим воздействием листовых пластинок в растительном опаде, но и поднятием парообразной почвенной влаги, которая конденсируется на нижней, обращенной к почве поверхности листьев. При этом для поверхности почвы характерно небольшое повышение температуры в полуденные часы и более постепенное ее снижение — в вечерние. Минимальные значения температуры отмечены в утренние часы в сухом сезоне (декабрь) и составляют 21–22°С. Во время выпадения осадков температура поверхности почвы уменьшается на 1–1,5°С. В течение всего года дневная температура

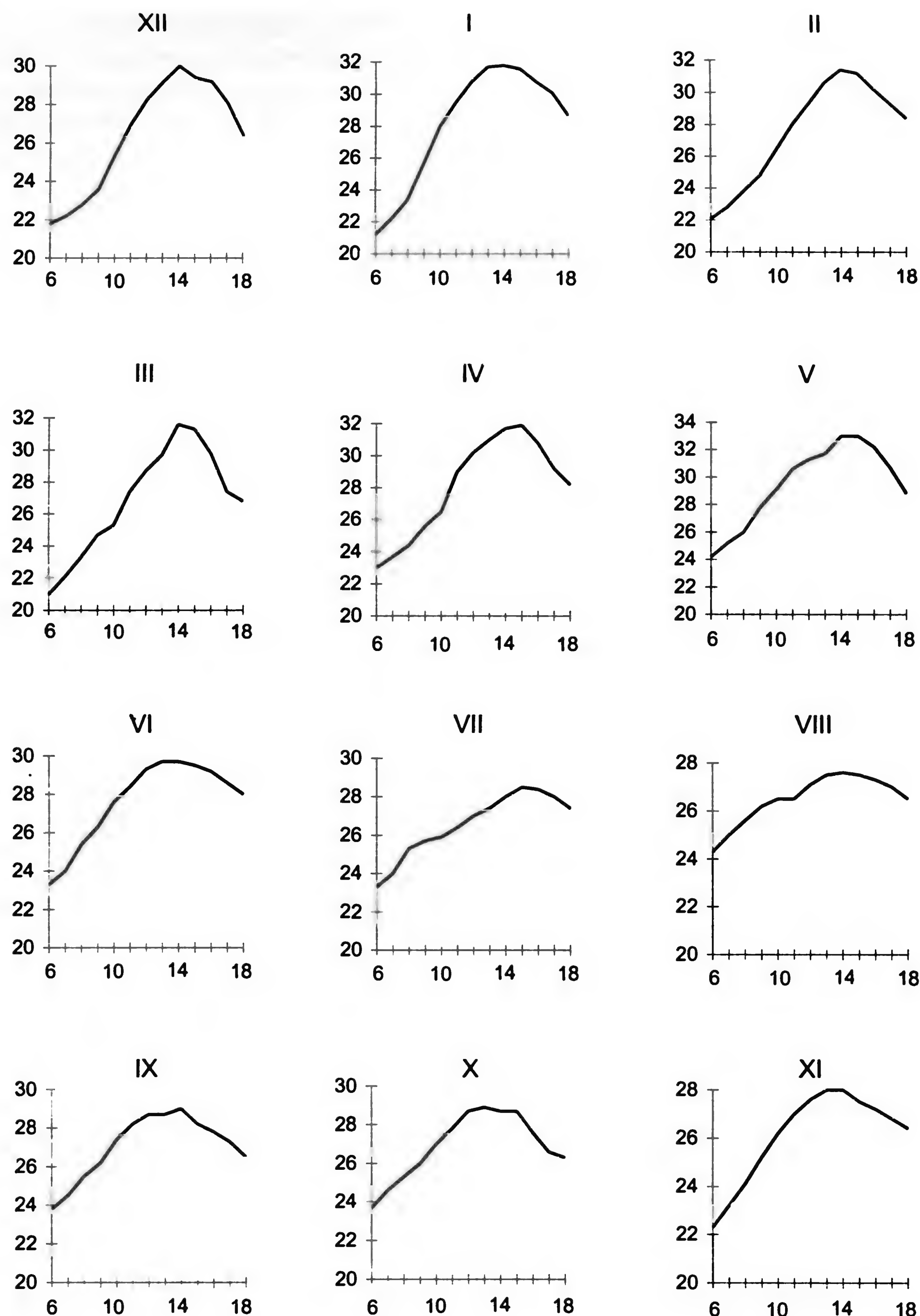


Рис. 4. Дневные температуры воздуха в °С с 6 до 18 часов под пологом диптерокарпового леса на высоте 1,5 м по месяцам (измерения 1993–1994 гг.). По оси ординат T °C, по оси абсцисс часы.

поверхности почвы под листовым опадом колеблется между 23°С и 28°С. На открытых участках (в эксперименте) под слоем листового опада, имитирующим по мощности лесной опад температура поверхности почвы всего на 3–4°С отставала от температуры на поверхности листьев и достигала 41–44°С.

Температура почвы на глубине 15 см характеризуется незначительными колебаниями в течение всего года, повышаясь в апреле-мае до 26–27°С и оставаясь в остальные месяцы на отметке 24–25°С. Суточные колебания не превышают 1°С. Температура слоев почвы с 15 см до 230 см (нижняя точка измерений) в течение года находится в пределах 25–26°С (табл. 3).

На постоянство температуры почвы в 26°С, начиная с отметки глубины 15–20 см (при незначительных колебаниях в связи с промачиванием) для тропических лесов Старого и Нового света указывает П. Ричардс (1961). Нам представляется, что стабильность температуры в близких к поверхности слоях почвы может явиться инди-

Таблица 3
Температура почвы под диптерокарповым лесом, плакорный участок, вторая декада июня

см	20	30	40	50	60	70	80	90	100	130		240
t °C	25.5	25.7	25.7	25.7	25.8	25.8	25.9	25.9	26.0	26.0		26.0

катором при экологической оценке степени антропогенных изменений в лесопокрытых ландшафтах, поскольку такая температура определяет оптимальное протекание процессов, жизненно важных для сбалансированного функционирования диптерокарпового леса.

Таким образом, в слое опада, под листовым опадом на поверхности почвы, в гумусовом почвенном горизонте и в глубинных слоях почвы в результате суммарного экранирующего воздействия лесного полога и слоя листового опада, ход температур в течение года относительно ровный. Сильный нагрев верхних слоев почвы под лесом не происходит, здесь поддерживается оптимальный уровень температур для развития корней лесных растений и функционирования почвенных животных.

3.2.2. Осадки

Муссонный характер климата южного Вьетнама и равнинность территории определяют четкую периодичность в выпадении осадков в течение года. В среднем, по многолетним данным метеостанции г. Бьен Хоа (1977–1987 гг.), годовая сумма осадков составляет 1941,6 мм. При этом нередко случаются так называемые не типичные годы. В последние несколько лет участились наводнения в дельте Меконга, причиной которых являются продолжительные многодневные ливневые осадки, приносимые осенними тайфунами. В лесах в это время также идут дожди. В отдельные годы (как, например в августе 1999 г.) тайфун может принести продолжительные моросящие осадки, сопровождаемые понижением температуры на 7–10° (до 22–24°). Иногда в марте — в самый сухой месяц года — выпадают дожди продолжительностью трое суток и интенсивностью 40 мм. Таким образом, нельзя, как нам представляется, говорить о жесткой зарегулированности климата. Очевидна его определенная предсказуемость с имеющими место флуктуациями. Значение последних может иметь для леса весомые последствия. Здесь так и хочется сказать, как положительные так и отрицательные. Но, по-видимому, неправомерно навязывать лесному сообществу человеческую оценку тех или иных явлений.

Сухой сезон начинается с ноября и длится до апреля. В разные годы сроки наступления сезонов могут сдвигаться в сторону их сокращения или удлинения. В течение сухого сезона обычно 2–4 раза в месяц выпадают дожди интенсивностью 3–7(10) мм, в отдельные годы дожди могут выпадать чаще или быть интенсивнее. При этом осадки интенсивностью до 6 мм смачивают в лесу только слой листового опада, высокая влажность в котором поддерживается в течение следующих 3–5 суток. После дождей в листовом опаде временно (до высыхания листьев) активизируется фуражировочная деятельность термитов, на почечных чешуйках и некоторых листовых пластинках появляются плодовые тела сапротрофных грибов. Дожди интенсивностью в 8–10 мм смачивают как опад, так и слой почвы под ним до глубины 0,5–1,0 см, в результате чего уже в течение 7 суток приземной слой воздуха сохраняет высокую влажность, температура внутри опада и верхнего слоя почвы (0–5 см) снижается на 3–5°С. Интенсивность дождей увеличивается в конце марта — начале апреля. В это время начинают прорастать семена многих деревьев, в частности диптерокарпов. Однако при возникновении длительных (более 7 суток) промежутков между дождями проростки погибают. К середине апреля интенсивность осадков возрастает до 20–30 мм в сутки. При этом дожди чаще всего выпадают в вечернее или ночное время, их продолжительность составляет 1–2 часа.

В мае наблюдаются продолжительные (до 4–6 часов), преимущественно ливневые осадки, приносящие 60–110 мм в сутки и сопровождающиеся шквальными порывами ветра — 15–20 м/сек.

К середине — двадцатым числам июня, когда сумма выпавших осадков составляет 400–600 мм, на поверхности почвы появляются плодовые тела грибов макромицетов (*Amanita* spp., *Boletus* sp., *Cantharellus* sp., cf. *Hebeloma*, cf. *Triholoma*, *Russula* spp., *Xerocomus* sp.), в листовом опаде в массе отмечаются дождевые черви, сколопендры, кивсяки, новорожденные сцинковые ящерицы (*Mabuya* sp.), активизируются крупные лесные скорпионы. Июнь — это время «выхода в свет» животного населения, чье существование непосредственно связано с листовым опадом. В середине июня в растительном опаде на нижней поверхности листовых пластинок наблюдается массовое появление сосущих корней деревьев, лиан и трав.

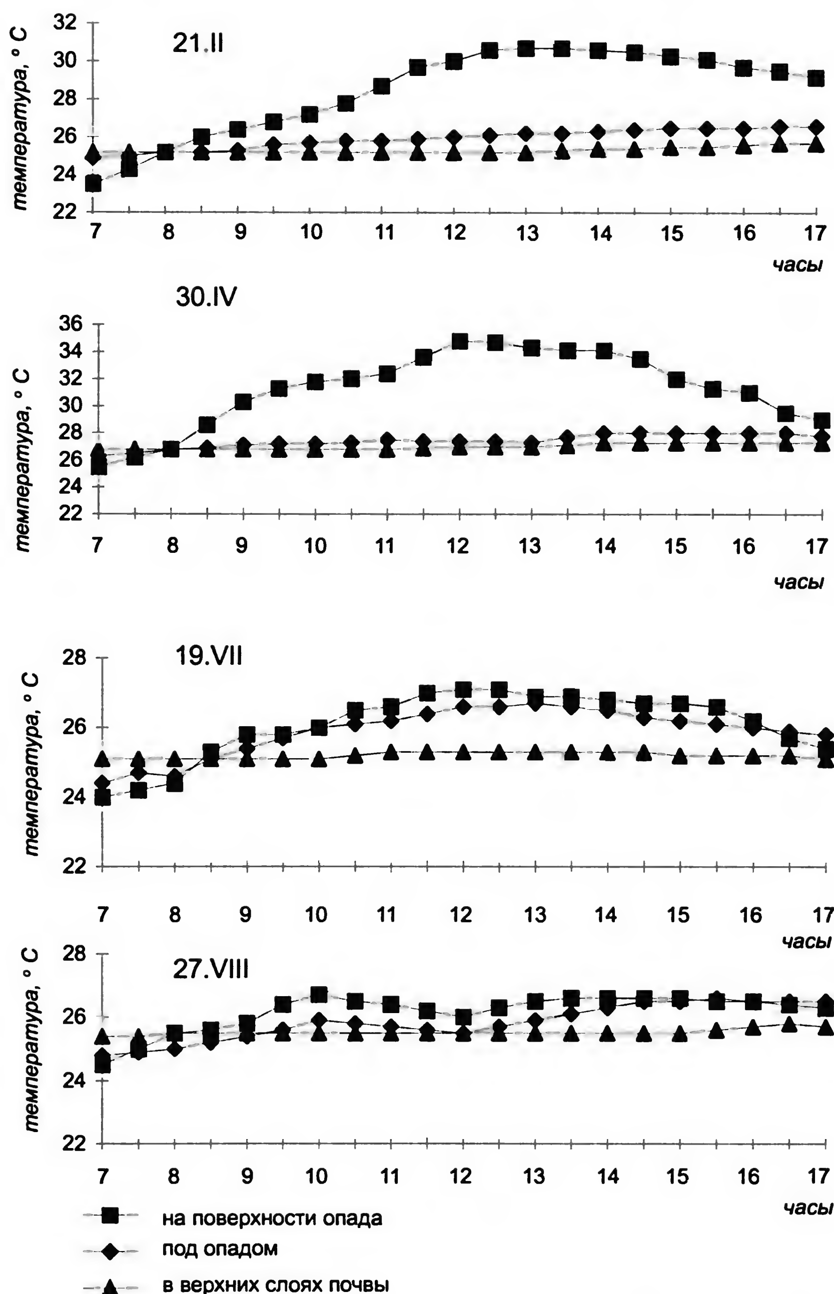


Рис. 5. Колебания температуры на поверхности опада, под опадом на поверхности почвы и в верхних слоях почвы в сухом (21.II, 30.IV) и влажном (19.VII, 27.VIII) сезонах (по измерениям 1994 г.).

Режим регулярного ежедневного выпадения осадков интенсивностью 30–60 (90) мм и продолжительностью 40–90 минут устанавливается с последней декады июня и длится до последней декады августа — начала сентября. В этот период дожди начинаются в промежутке с 12 до 14 часов, часто носят ливневый, перемежающийся, реже моросящий характер. Ввиду высокой влажности почвенной толщи осадки быстро фильтруются вглубь почвы. Более подробно о влажности, гравитационной влаге почвы и некоторых других аспектах гидрологического режима почв диптерокарпового леса изложено в разделе 3.3.3.

Таким образом, в результате выпадения дождей на протяжении 70–80 суток в лесу поддерживается влажность воздуха на уровне 95–100%, а в почве находится легко доступная для растений вода.

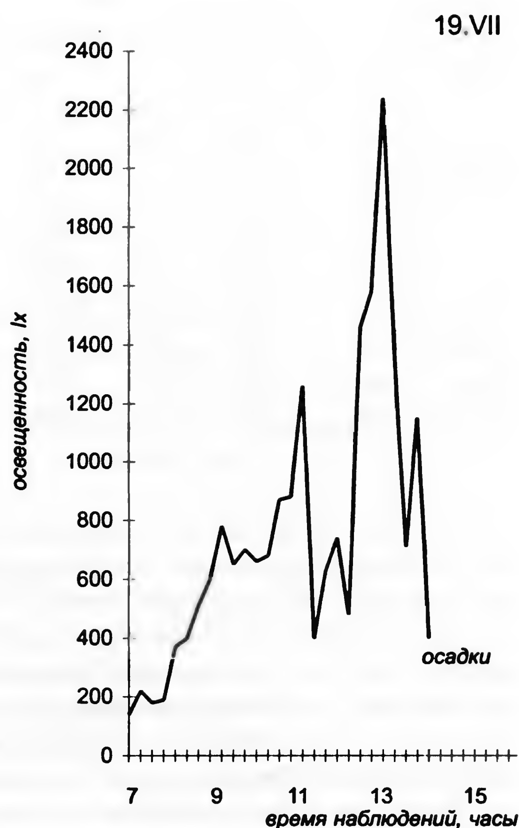
В период с конца августа до середины-конца сентября промежутки между дождями составляют 3–4 суток, продолжительность дождей сокращается. В сентябре-октябре нередки дожди ливневого характера мощностью до 70 мм, при этом длительность выпадения осадков составляет всего 15–20 минут. В силу закономерных процессов, протекающих в этот период в почвенной толще на ее поверхности оказывается слой избыточной не фильтрующейся воды. Образование слоя поверхностной свободной воды приводит к ее перемещению по элементам рельефа (мезо- и микрорельефа). Такое явление характерно именно для завершающей фазы влажного сезона. С по-

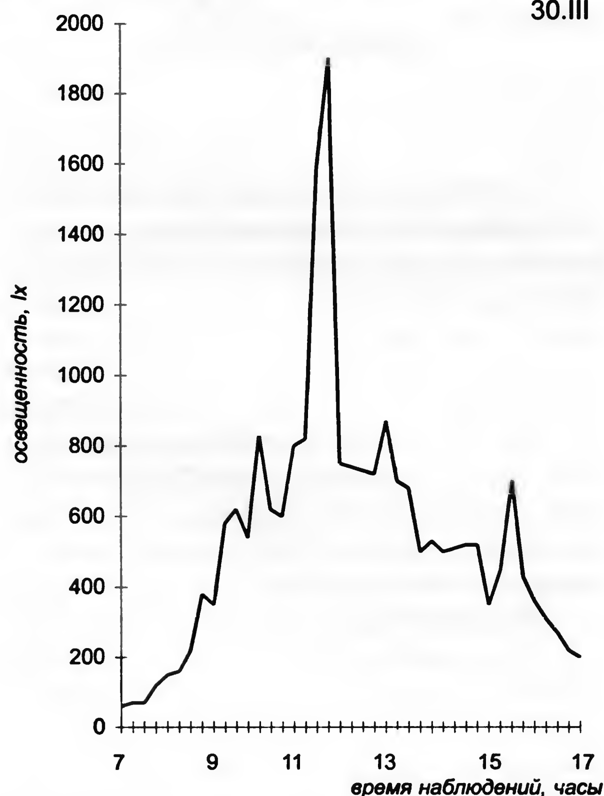
токами воды перемещаются листовой опад, почвенные частицы и мелкие латеритные (пизолитовые) конкреции, которые откладываются в микропонижениях рельефа, а также у разных преград, таких как стебли лиан и стволы поваленных деревьев, поверхностные и досковидные корни древесных пород и др.

Влажность воздуха в ночные и утренние часы близка к полному насыщению (95–98 %), в дневные часы понижается до 65–70 % и возрастает вновь после захода солнца (с 18 часов). В утренние часы (до 6 час.) самого жаркого месяца — марта — в лесу наблюдаются густые туманы. Суточный ход влажности воздуха сглаживается в разгар сезона дождей — при регулярном выпадении осадков (июль-август). Среднесуточная влажность воздуха под древесным пологом по сезонам колеблется незначительно.

3.2.3. Освещенность

Интенсивность солнечной радиации под пологом леса на высоте 0,2–1 м в течение года остается низкой и практически неизменной, составляя 0,1–0,4 % от освещенности открытого места. Так, если на открытых участках — лесные дороги, крупные лесные «окна», поляны (вырубки) — освещенность в полуденные часы составляет 150000 lx, то под лесным пологом — 200–700 lx. На рис. 6 приведены графики освещенности под





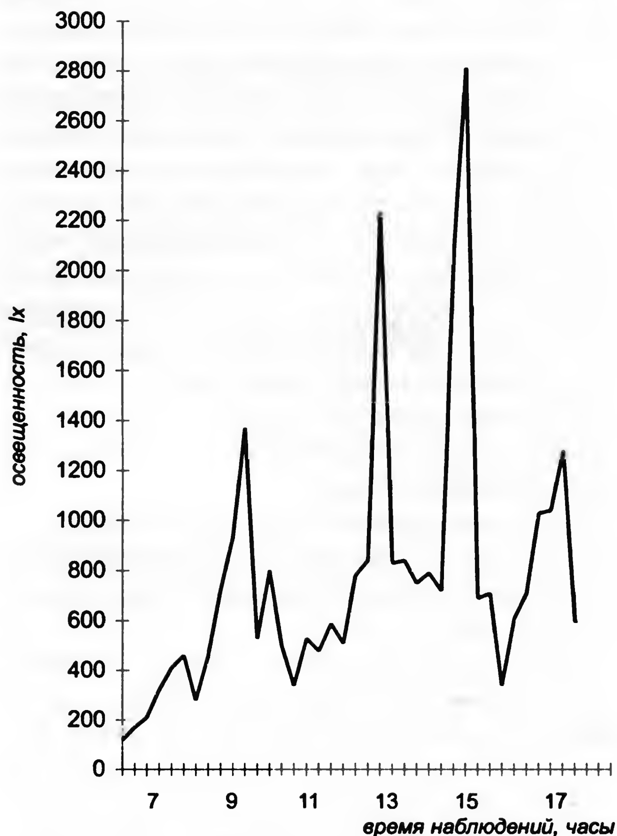


Рис. 6. Ход освещенности под пологом сомкнутого диптерокарпового леса на высоте 0,5 м: а — в сухом (30.III); б — влажном (19.VII), в — переходном (20.IX) сезонах (показания Li-Cor, 1994 г.).

Таблица 4
Динамика показаний люксметра Li-Cor, установленного под пологом леса на высоте 0,5 м (12.05.1994) за одну минуту

8 час. 06 мин.	480	480	460	450
9 час. 24 мин	610	600	620	650
10 час. 15 мин	500	510	580	560
11 час. 30 мин	620	660	900	850
12 час. 00 мин	640	1200	5000	600
13 час. 35 мин	6200	3000	11500	13000
12 час. 50 мин	1700	1800	2000	2100
15час. 10 мин	600	590	620	650
17 час. 00 мин	350	350	345	350

пологом леса (на высоте 0,5 м), построенные на основе данных, полученных в разгар сухого сезона (март, рис. 6а), в середине влажного (июль, рис. 6б) и в переходный к сухому (сентябрь, рис. 6в). Как следует из графиков, наибольшие различия в показаниях люксметров приходятся на вторую половину дня и связаны с солнечными бликами (пятнами) и атмосферными осадками.

В утренние часы освещенность плавно увеличивается. Небольшие отклонения объясняются появлением на поверхности почвы солнечных пятен. Флуктуация показаний достигает максимума при зенитарном, или близком к таковому, положении солнца. В такие часы (11–14 часов) отмечаются порывы ветра в кронах деревьев верхних подъярусов. Раскачивание крон приводит к появлению на поверхности почвы солнечных пятен (бликов) и к увеличению общей освещенности под пологом леса. Так, если в утренние часы освещенность составляла 200–400 (600) lx, то в полуденные часы 800–1000 lx. На короткое время (20–30 минут) освещенность повышалась до 2000 lx. С 15–16 часов освещенность плавно уменьшается. Вечерние показания уравниваются с утренними. Около 18 часов наступают густые сумерки. Таким образом, продолжительность светового дня в течение всего года составляет приблизительно 12 часов.

Для демонстрации влияния солнечных бликов на общую освещенность приводим фрагменты первичных данных, полученных в утренние и дневные часы (табл. 4).

Уровень освещенности несколько отличается в разных участках леса в зависимости от пространственной сомкнутости лесного полога и в частности высоты начала крон деревьев (рис. 7). Наибольшая освещенность наблюдается под кронами диптерокарпов, минимальная освещенность (400 lx) отмечена под кронами деревьев, сомкнутыми на высоте 4 м. В последнем случае дневной ход показаний люксметра характеризуется плавностью.

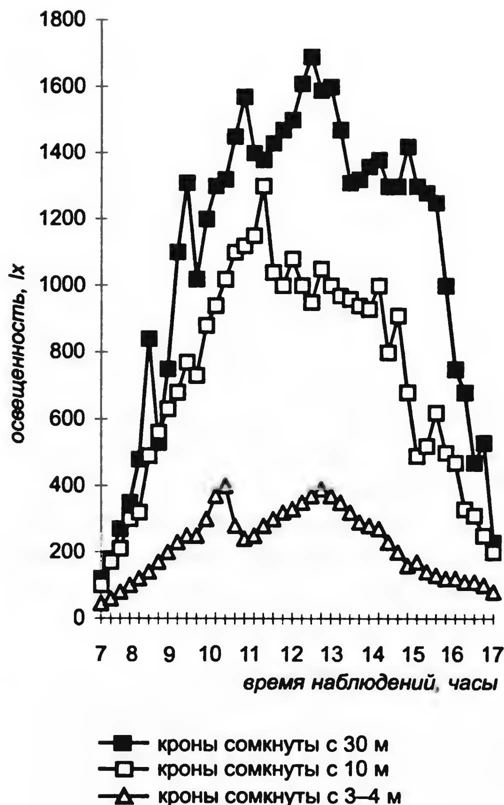


Рис. 7. Зависимость освещенности от уровня сомкнутости крон деревьев (февраль 1994, высота 0,5 м, показания люксметра Ю-116).

3.3. Особенности строения и гидрологии лесных почв

Разнообразие почвенного покрова равнинного диптерокарпового леса связано с особенностями рельефа и гидрологического режима территории. Основываясь на результатах проведенных почвенных исследований, мы выделяем следующие основные типы почв: почвы плакорных участков — красно-желтые ферраллитные суглинистые почвы с латеритным горизонтом, желтые почвы глинистых линз в микропонижениях; почвы временно затапливаемых лесных участков — торфяно-глеевые почвы крупных замкнутых понижений (блюдцеообразных депрессий), ферраллитно-глеевые почвы понижений. Гидрологический режим почв на плакорах — муссонно-промывной, почв в понижениях — временно-застойный. Границы между почвенными разностями резкие, поэтому мы считаем возможным говорить о мозаичности почвенного покрова равнинного диптерокарпового леса.

Схема строения почв равнинного диптерокарпового леса представлена на рис. 8.

Почвы хорошо развиты и дифференцированы на горизонты, переходы между горизонтами, в зависимости от типа почв, резкие или постепенные. Резкая граница по структуре характерна для верхнего гумусового горизонта и подстилающего его горизонта конкреций или глея. Поверхность почвы полностью покрыта слоем листового опада за исключением небольших участков, на которых отмечаются отдельно лежащие листья растений. Наиболее мощный слой из листьев формируется под кронами крупных деревьев, особенно под диптерокарпами. Гумусовый горизонт хорошо оструктурен. Мощность гумусового горизонта составляет, в среднем 10–12 см, варьируя в разных элементах мезорельефа от 7 до 35 см. Наибольшее его значение зафиксировано в середине радиуса проекции кроны под наиболее крупными диптерокарпами. При проведении почвенных работ мы столкнулись с тем, что гумусовый горизонт внутри себя подразделяется на два подгоризонта или слоя. Граница между этими слоями постепенная, но не протяженная, основные различия их выражены в большей плотности сложения нижнего подгоризонта (с чертами водоупора). По-видимому образование нижнего плотного слоя связано с разрушением и вымыванием дождевой водой материала земляных лепок термитов (подробно изложено в разделе 3.3.4 — Роль термитов).

3.3.1. Почвы плакора

Описание почвы дается на основе полнопрофильного почвенного разреза и почвенных скважин, заложенных на геоботанической диптерокарповой пробной площадке на плакорном участке диптерокарпового леса (65 м над уровнем моря, структура древостоя не нарушена) — рис. 9а.

Слой свежего листового опада (Ао) составляет 7 см. При доминировании листьев *Buchanania lucida, Dipterocarpus dyeri, Shorea cochinchinensis* (Dipterocarpaceae), *Irvingia malayana* (Irvingiaceae) *Mangifera cochinchinensis* (Anacardiaceae), *Phoebe cuneata* (Lauraceae) всего 17–23 вида деревьев, лиан, эпифитов и полуэпифитов участвуют в формировании массы растительного опада. В основном в растительном опаде присутствуют листья, в меньшей степени — ветки и плоды. На поверхности листьев, веток и некоторых плодов периодически встречаются земляные лепки термитов. В слое опада обильны сосущие корни растений. Граница между опадом и почвой резкая.

Гумусовый горизонт А подразделяется на два подгоризонта: A_1 и A_2. При этом мощность подгоризонта A_2 зависит от таковой A_1.

Подгоризонт A_1 залегает, как правило, от 0 до 5 см. Это темно-серый, рыхлый, хорошо структурированный, среднесуглинистый, влажный до мокрого подгоризонт, пронизанный корнями растений. Мощность его варьирует в зависимости от удаленности от стволов крупных экземпляров *Dipterocarpus dyeri*, достигая максимума (25–35 см) на удалении от ствола дерева на расстояние в половину радиуса кроны. Горизонт влагоемкий; pH водный — 5,5. Единичны мелкие (до 3–5 мм) пизолитовые конкреции. Подгоризонт освоен почвенными беспозвоночными (обильны дождевые черви и ходы термитов). Переход к A_2 резкий по плотности сложения.

Подгоризонт (A_2) — с 5 до 10 см — переходный к латеритному. Серый до темно-серого, плотный, мелкозернистый, близок к пылевидному. Находясь во влажном состоянии быстро переводит воду в гравитационный сток. При высыхании цементируется, после чего медленно промачивается водой (в эксперименте в течение 3 часов), т.е. подгоризонту присущи черты водоупора. Здесь обычны включения ферраллитного гравия (пизолитовые конкреции). Подгоризонт пронизан корнями растений, но преимущественно в верхней части. Мощность подгоризонта варьирует в зависимости от микрорельефа и мощности A_1. Подгоризонт A_2 оказывает важное влияние на гидрологические процессы, происходящие на территории и, предположительно, именно A_2 лежит в основе динамики глинистых линз. Кроме непосредственного участия в почвообразовательном процессе, этот подгоризонт оказывает значимое влияние на укоренение и последующее развитие самосева главной древесной породы изучаемого массива — *Dipterocarpus dyeri*. Переход к латеритному резкий по морфологии и цвету.

Латеритный горизонт (L), расположен с 10 до 90 см. Бесструктурный, однородный; сложен окатанными пизолитовыми железистыми конкрециями диаметром 5–17 мм, скрепленными между собой тонким слоем ферраллитного цемента (масса из глинистых пылевидных частиц — продукт разрушения конкреций, во влажном состоянии мажется, в сухом — цементируется). По цвету охристо-коричневый. Рыхлый во влажном состоянии, слитой — при высыхании. Влагоемкость чрезвычайно низкая, железистые конкреции не пропитываются водой. Конкреции имеют в основном овальную форму, при диаметре от 3–8 мм в верхних 30–40 см горизонта и от 7 до 17 (26) мм в нижних слоях. Если в верхних слоях конкре-



Рис. 8. Схема строения почв равнинного диптерокарпового леса.
A — гумусовый горизонт, L — латеритный горизонт, LC — переходный к глинистому, C_1 — пестрый глинистый горизонт, C — горизонт белых глин, G — глеевые почвы, г.л. — глинистые линзы, с.л. — сухие линзы, /\ — боковой отток, ⧉ — включения кальцитов, ≈ — свободная вода (осажденная водоупорными слоями), ⌣ — временное застаивание атмосферной влаги, ↓ — атмосферные осадки, ↑в. — водоупор, ф↓ — фильтрующаяся вода, /т.\ — термитник (земляной купол), ↑к.к. — капиллярная кайма, ʕ — парообразная влага, I — деревья с досковидными корнями, II — деревья с мощными вертикальными корнями, III — деревья с ходульными и дыхательными корнями, IV — крупные травы.

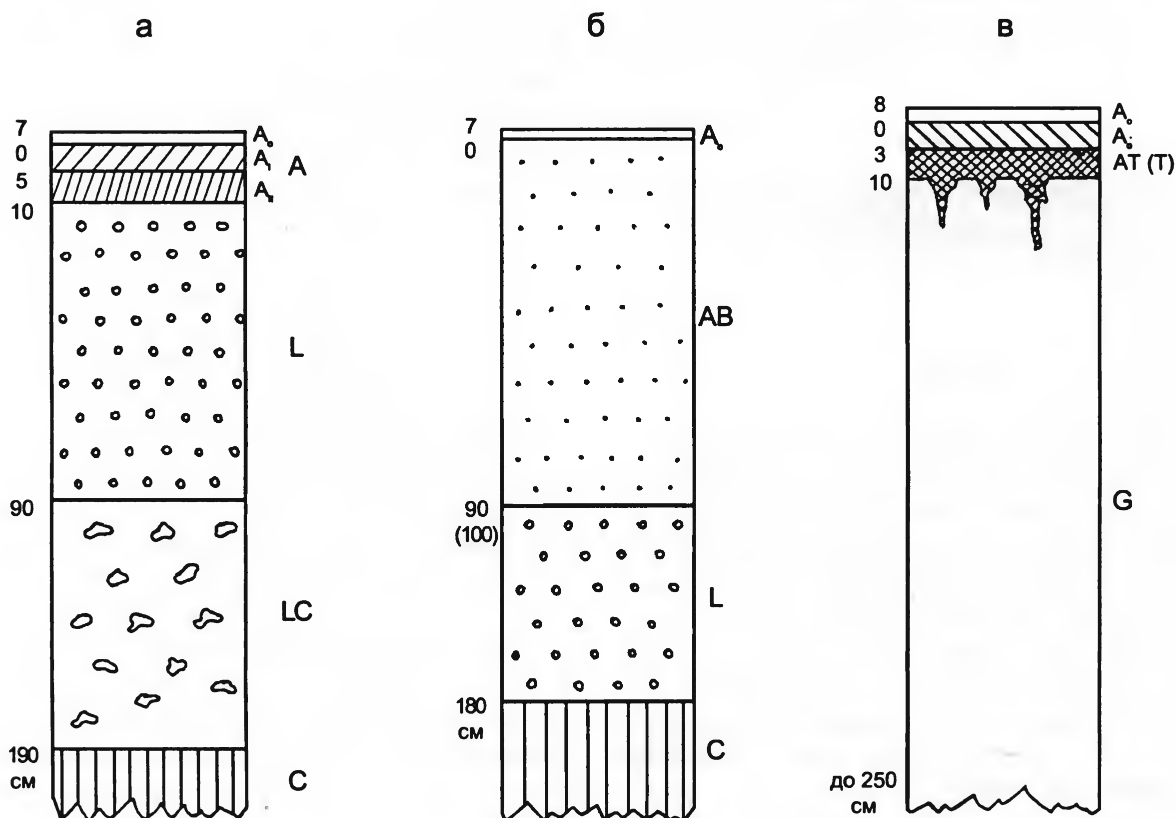


Рис. 9. Основные типы почв равнинного диптерокарпового леса: а) плакорный участок, б) глинистые почвы микропонижений, в) временно затопляемые участки (депрессии). Пояснения в тексте.

ции окатаны фильтрующейся водой, то в нижних слоях непосредственно над глинами, где образуется слой свободной воды, конкреции имеют самую разную форму, при том, что большинство из них с острыми гранями, чего лишены конкреции верхнего, пропускающего воду слоя. Толщина глинистых прослоек между железистыми пизолитовыми конкрециями до 1 мм. Горизонт корнеобитаем, в нем прослеживаются вертикальные корни деревьев и корни трав, последние осваивают, преимущественно, верхний слой горизонта. Вертикальные корни деревьев и лиан пронизывают латеритный горизонт и заглубляются в глинистый слой. Здесь они начинают активно ветвиться, некоторые корни изменяют направление роста с вертикального на горизонтальное и стелятся по поверхности глинистого водоупора.

Мощность пизолитового латерита зависит от мезорельефа. На участке с отметкой 69 м над уровнем моря горизонт залегает с 25 до 260 см, т.е. имеет вертикальную протяженность в почвенном профиле более 2 м; на участке с отметкой 63 м — прослеживается с 20 до 180 см, на участке с отметкой 60 м — с 20 до 100 см, на участке с отметкой 54 м — с 20 до 40 см, в последнем случае с 40 см уже начинался глеевый горизонт.

Роль латеритного горизонта для диптерокарпового леса чрезвычайно велика. Прежде всего этот почвенный горизонт, косвенно указывающий на древность процессов происходящих на территории, является дренажом. Он обеспечивает быструю фильтрацию атмосферных осадков в глубь почвенной толщи и создает в верхних почвенных слоях горизонт подвешенной влаги, — это во многих случаях исключает переувлажнение гумусового горизонта. В течение влажного сезона в латеритном горизонте сохраняется высокая влажность. Во время сухого сезона горизонт препятствует формированию капиллярной каймы, исключая тем самым потери аккумулированной за влажный сезон почвенной влаги. К поверхности может подниматься только парообразная вода.

Выходя на поверхность, в результате разрушения и смыва гумусового горизонта, латерит под воздействием высоких температур спекается и цементируется, превращаясь в водоупорный латеритный или как его еще называют ферраллитный панцирь толщиной 3–7 см. Естественное возобновление лесных растений на таких участках становится невозможным.

<u>Переходный от латеритного к материнской породе горизонт пестрых глин</u> (LC) прослеживается от 90 до 190 см. Тяжелосуглинистый, пятнисто окрашенный, охристо-палевый. Здесь присутствуют конкреции неопределенной формы, чаще всего неокатанные глыбообразные с острыми ребрами, с глубиной почвы расстояние между конкрециями увеличивается — ниже отметки 120–150 см — до 20 мм. Размеры самих конкреций также увеличиваются (до 30 мм), при этом общее количество конкреций уменьшается. Влажный до мокрого, липнет, мажется. В течение влажного сезона, преимущественно с июня по октябрь, горизонт находится в переувлажненном состоянии. При бурении, после выпадения осадков, здесь отмечалась свободная вода. Скорость фильтрации воды в верхнем слое горизонта — 20–30 см в сутки. В нижней своей части горизонт имеет черты водоупора. Корнеобитаем, встречаются отдельные корни древесных растений. Переход к материнской породе постепенный, граница размыта.

<u>Материнская порода</u> (C) залегает на глубине 190–220 см. Горизонт метаморфизированных глинистых сланцев, однородный по цвету и структуре. Верхние слои розовато-палевого цвета, нижние — белого; представлен глинами с редкими вкраплениями крупных пизолитовых конкреций (20–30 мм). Водоупорный, влагоемкий. При высыхании, как показали проведенные эксперименты, твердеет, после чего пропитывается водой чрезвычайно медленно. В процессе пропитывания водой обильно выделяются мелкие (диаметром < 1 мм) пузырьки газа. После намокания становится рыхлым и легко разрушается. Корнеобитаем, по крайней мере в верхней части. По нашим наблюдениям при обследовании обрывов рек, котлованов на участках строящихся дорог и т.д., горизонт может иметь вертикальную протяженность 2–4 м. Глубже залегают неметаморфизированные сланцы. В слое метаморфизированной материнской породы идет процесс аккумуляции фильтрующихся атмосферных осадков влажного сезона.

Дождевая вода фильтруется через гумусовый и латеритные горизонты и осаждается на глинистом горизонте. Затем скорость фильтрации значительно замедляется и на поверхности водоупора образуется слой или горизонт свободной воды, которая может перемещаться по водоупору под действием гравитационных сил — наблюдается явление внутрипочвенного переноса воды в зависимости от макрорельефа ландшафта. Постепенно вода фильтруется в глины, после чего осаждается на поверхности глинистых сланцев и может заполнять различные впадины в геологической платформе. Из глинистых слоев вода поступает к поверхности двумя путями: 1) во время влажного сезона при регулярном выпадении осадков образуется капиллярная

кайма от глинистых слоев до поверхности почвы; 2) во время сухого сезона к поверхности поднимается парообразная влага.

В течение всего года глины сохраняют накопленную за влажный сезон влагу. Деревья и лианы, развивающие глубокие вертикальные корни, в течение сухого сезона не испытывают дефицита влаги, получая ее из подстилающих латериты глинистых слоев. Поэтому для древесных растений диптерокарпового леса вода не является лимитирующим фактором, — это, в частности, объясняет смену листьев и массовое цветение деревьев и лиан во время сухого сезона.

Почвы микропонижений

Для рельефа равнинного диптерокарпового леса характерно наличие блюдцеобразных микропонижений диаметром 0,5–2 м и глубиной 0,2–0,9 м, которые, по нашим оценкам, составляют 10–20 % от общей площади плакорных участков. Своеобразие почв микропонижений или желтых почв глинистых линз заключается в наличии гумусового аккумулятивного горизонта (AB) (рис. 9б).

Горизонт A_0 — листовой опад — имеет мощность 7 см. По своим особенностям опад сходен с таковым на других участках плакора. В микропонижениях значительного дополнительного накопления опада не происходит. Граница между A_0 и AB четкая.

Гумусовый горизонт (AB) (0–90 см) хорошо структурирован, комковатый, рыхлый, среднесуглинистый, однородный по цвету — серовато-желтый. Содержит мелкие (диаметром 1–5 мм) окатанные пизолитовые конкреции, привнесенные дождевыми потоками. Густо пронизан корнями растений, освоен дождевыми червями. В переходной к латеритному 10–20-ти сантиметровой зоне возрастает число конкреций и увеличиваются их размеры.

На глубине 100–120 см залегает латеритный горизонт (L). Это типичный латеритный горизонт плакорных почв, но меньшей мощности. Ниже, со 120 до 180 см находятся переходные к материнской породе слои, схожие с таковыми красно-желтых почв.

Желтые почвы микропонижений обильно пронизаны корнями растений от своей поверхности до нижней с латеритами границы. Здесь многочисленны почвенные животные и, в первую очередь, дождевые черви, ходы которых прослеживаются до глубины 50–70 см. Важно отметить, что в толще глинистых линз дождевые черви сооружают небольшие замкнутые камеры диаметром 8–12 мм, где пережидают неблагоприятные условия сухого сезона. В глинистых линзах обильны ходы-тоннели термитов. Скопление корней растений и дождевых червей в микропонижениях возможно вызвано тем, что почвы глинистых линз в диптерокарповом лесу высыхают последними, получая в октябре и даже ноябре дополнительную воду при ее плоскостном переносе. Значительный объем и влагоемкость почвы позволяют дольше сохранять почвенные слои влажными.

3.3.2. Почвы замкнутых понижений

В таких понижениях площадью более 400 м^2 в период влажного сезона по несколько дней (и дольше — при условии поверхностного бокового подтока) находится свободная, медленно фильтрующаяся вода. Длительное застойное увлажнение приводит к формированию в этих элементах рельефа специфических гидроморфных почв — глеевых и, в отдельных случаях, — торфяно-глеевых (рис. 9в).

Мощность опада (A_0) составляет 14–18 см, при этом верхний, 6–8-ми сантиметровый слой представлен свежим опадом (в основном листовым), средний, 3-х сантиметровый слой — опадом прошлого года — крупными и средними фрагментами листовых пластинок, обильно пронизан корнями растений. Нижний 5–7-ми сантиметровый слой представляет собой торфянистую массу, включающую мелкие частицы листовых пластинок и черешки листьев. Слой рыхлый, однородный по структуре, пружинящий, густо пронизан корнями растений. Переход к глеевому горизонту резкий.

Глеевый горизонт (G) прослежен нами до 250 см (глубже не бурили, предположительно мощность слоя 3–4 м). Он тяжелосуглинистый, однородный по цвету (белый с голубым оттенком) и сложению. Верхние слои прокрашены потеками гумуса (на 20–30 см), нижние имеют охристый оттенок. Корнеобитаем, у нижней границы встречаются скелетные корни деревьев. При высыхании твердеет, промачивается медленно, является водоупором.

В зависимости от рельефа территории, длительности и характера затопления формируются гумусово-торфянистый и глеевый горизонты различной мощности. В некоторых случаях почвы имеют хорошо выраженный и структурированный гумусовый горизонт, под которым залегает маломощный (20–30 см) латеритный горизонт, подстилаемый глеевым горизонтом мощностью 80–120 см, постепенно переходящим в латеритно-глинистый с пизолитовыми конкрециями. На глубине более 200 см появляются белые глины.

3.3.3. Режим влажности красно-желтых ферраллитных почв плакорных участков

Категории влажности, представляющие степень доступности почвенной воды для растений,



Раннее утро — туман в тропическом лесу



Соцветие *Zingiber* sp.



Досковидные и ходульные корни *Horsfieldia glabra*

Таблица 5
Градации категорий влажности для латеритного горизонта красно-желтых ферраллитных почв

Категории влажности	Влажность, весовые %	Характеристика
ниже наименьшей влагоемкости (<НВ)	> 20	наличие в почве свободной, гравитационной капельножидкой воды (легко доступной для растений)
наименьшая влагоемкость (НВ)	14–20	наличие в почве влаги, перемещающейся под действием капиллярных и пленочных сил (легко доступной для растений)
влажность разрыва капиллярной каймы (ВР)	12–14	наличие в почве влаги, неспособной перемещаться и трудно доступной для растений
влажность завядания (ВЗ)	<10	наличие в почве влаги недоступной для растений

в известной нам литературе для рассматриваемого типа почв не приведены. Опираясь на полученные нами данные, а также на результаты работ Владимира Марковича Фридланда по почвам северного Вьетнама (1964), мы предлагаем следующие градации категорий влажности для слоя пизолитовых конкреций красно-желтых ферраллитных почв (табл.5).

Влагоемкость дренажного слоя пизолитовых конкреций, находящегося на глубине с 10–30 см (граница плавающая) до 160–250 см (и ниже), чрезвычайно низкая. Атмосферная вода, фильтруясь через его толщу, осаждается на глинистом водоупорном горизонте. Влажность в горизонте конкреций колеблется от 7% (минимум) до 25% (максимум). В последнем случае здесь уже присутствует свободная вода.

На рис. 10 представлены хроноизоплеты влажности почвы типичного участка диптерокарпового леса. Показания выражены в весовых процентах.

Во время сухого или, правильнее по отношению к режиму выпадения осадков, малодождного сезона, осадки небольшой интенсивности смачивают только слой листового опада и поверхность гумусового горизонта. По нашим наблюдениям, 5–7 мм выпавших осадков перехватывается слоем листового диптерокарпового опада, поверхность почвы при этом увлажняется незначительно, влажность верхних слоев почвы (0–5 см) не превышает 20%. Длительные перерывы в выпадении осадков в сухом сезоне приводят к сильному иссушению почвенной толщи. Таким образом, в течение ноября — апреля (6 месяцев) поддерживается чрезвычайно низкая влажность почвенных горизонтов (A-L). Латеритный горизонт, являясь дренажным слоем и имея незначительную влагоемкость, препятствует поднятию к верхним почвенным горизонтам капиллярной каймы аккумулированной грунтами влаги.

Принимая во внимание постоянство температуры нижних почвенных слоев (26°С) и значительные колебания температуры почвы верхнего 10–15-ти сантиметрового слоя в наиболее жаркие месяцы, когда в дневные часы температура в гумусовом горизонте повышается до 28°С, а в утреннние опускается до 21–22°С, можно предположить, что к поверхности почвы будет подниматься парообразная влага (Роде, 1974), конденсируясь на границе почвы с листовым опадом. Наше предположение подтверждается тем, что неоднократно на нижней, обращенной к поверхности почвы, стороне листовых пластинок опада, мы отмечали наличие многочисленных мелких капель воды. Также именно в это время года (в марте) в утренние часы (до 6 часов) в лесу наблюдаются густые туманы. Появление туманов с разгар сухого сезона для нас было полной неожиданностью и долго не поддавалось объяснению. Пелена тумана появляется в 2–3 часа ночи, а к 6 часам с первыми лучами солнца туман исчезает, оставляя после себя дробный звук капель воды — это с листовых пластинок деревьев и лиан скатывается конденсат. Через час-полтора поверхность листьев высыхает и только на опаде еще в течение часа заметны следы от капель, а спустя еще 2 часа в лесу уже ничего не напоминает об утренних тумане и прохладе.

В последних числах апреля увеличивается продолжительность и интенсивность дождей. Время от времени выпадают ливневые осадки (до 30 мм). После таких дождей почва промачивается до глубины 15–20 см и в ней появляется подвижная почвенная влага. В латеритных слоях в это время еще сохраняется низкая влажность. Если по истечении 3–5 суток не выпадут новые осадки (даже небольшой интенсивности — 6–7 мм — для поддержания влажности в листовом опаде, чтобы уменьшить испарение воды из почвы), влажность гумусового горизонта начинает понижаться.

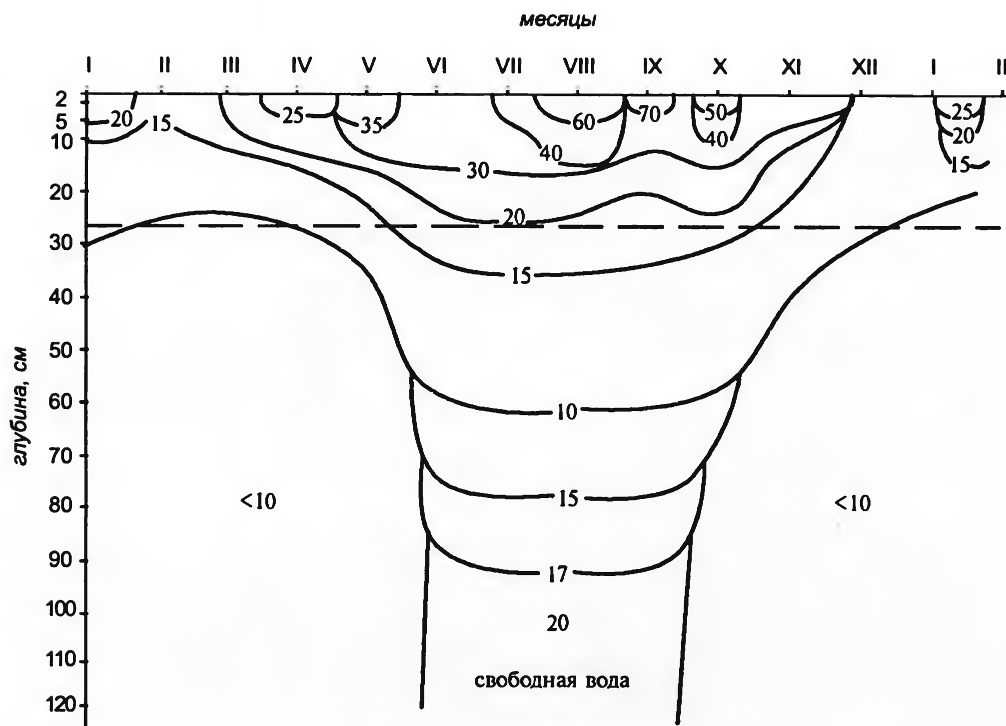


Рис. 10. Хроноизоплеты влажности почвы (весовые %) типичного участка диптерокарпового леса (по измерениям 1994 г.). Пунктиром указана глубина залегания латеритов.

Для мая характерны продолжительные, но не всегда интенсивные дожди. По нашим наблюдениям, в конце мая — начале июня происходит стартовая влагозарядка почвы, когда почвенная толща промачивается до грунтов. Влажность пизолитового латерита достигает 16–18% (НВ), в нижних его слоях на поверхности глин появляется свободная вода. Влажность гумусового горизонта поддерживается на уровне 30–40%. Такая влага легко доступна для корней растений. Именно в начале — середине июня в слое листового опада и гумусовом слое почвы идет процесс формирования сосущих корней растений.

Чередование различных по интенсивности осадков — от продолжительных моросящих до кратковременных ливневых — способствует постепенному промачиванию почвы и исключает появление поверхностного стока и перераспределение атмосферной воды по элементам рельефа. В эти месяцы мы не наблюдали накопление и застаивание воды в микропонижениях и крупных депрессиях. Так во время одного из сильных и продолжительных ливней мы специально осматривали поверхность почвы под лесом на предмет проявления поверхностного стока. Ничего похожего на перераспределение воды по поверхности почвы обнаружить не удалось — листовой опад принимал на себя удары капель, дробил их и переадресовывал гумусовому горизонту, в который вода и впитывалась. При этом атмосферная вода потоками стекала по стволам деревьев верхних подъярусов. Струи воды, сливаясь и разделяясь, устремлялись по стволам к основанию досковидных корней деревьев, и уходили в почву через свободное пространство образовавшееся на границе почва-ствол или почва-ребро досковидного корня. Почва, высыхая в сухом сезоне, уменьшается в объеме и этого оказывается достаточно, чтобы у стволов и досковидных корней деревьев образовались щелевидные пустоты. Ширина таких пустот до 10 мм, именно в них и попадала вода, стекающая по поверхности дерева. Здесь наблюдалось даже образование пены, что указывает на значительную скорость водяного потока. Мы полагаем, что под деревьями могут временно возникать локальные водяные купола, если скорость накопления воды превышает скорость ее бокового оттока и почва непосредственно под деревьями увлажняется быстрее и интенсивнее. В лесу сухие участки почвы могут перемежаться с влажными участками (куполами, линзами) под крупными деревьями, однако такая мозаика имеет временный характер и мощные осадки влажного сезона нивелируют почвенное увлажнение. С выпадением дождей пустоты около деревьев постепенно исчезают.

Регулярное выпадение дождей начинается с середины июня и прослеживается по середину-конец августа (2–2,5 мес.), что обеспечивает поддержание высокой влажности почвенных гори-

зонтов и наличие легко доступной для растений влаги. При этом на поверхности глинистых горизонтов происходит осаждение и накопление фильтрующейся атмосферной влаги. Скорость фильтрации свободной воды через толщу глинистых горизонтов составляет по нашим измерениям 20–30 см в сутки. Периодически выпадающие осадки интенсивностью более 30 мм способствуют сохранению свободной воды в почве. По-видимому, наличие в латеритных слоях (в слое конкреций) гравитационной влаги может приводить к дальнейшему ее перераспределению (боковому оттоку) по поверхности водоупора. Случаи выхода грунтовых вод на поверхность на плакорных участках нами не отмечены.

Зеркало свободной грунтовой воды в зависимости от рельефа находится на разном удалении от поверхности. На возвышениях рельефа (70–80 м над уровнем моря) эта величина может составлять 300–400 см. Наполнение водотоков (лесных рек) происходит, по нашим наблюдениям, не в результате бокового подтока из почвенных слоев, а из главного местного водного источника — реки Ма Да, после повышения уровня воды в ее русле. Вместе с речной водой приходят и животные: рыба — сомики, пунтиусы; крабы и черепахи. Наполнение русла временного водотока отмечалось на протяжении нескольких лет в одно и то же время — 20–22 июня.

Во второй половине влажного сезона, когда интенсивные дожди носят уже, в основном, кратковременный характер и выпадают с перерывами в 2–4 суток, происходит изменение режима влажности почв (рис. 11). Латеритный слой без поддерживающего увлажнения теряет влагу в течение 3–4 суток, иссушаясь до 12–14%. Граничащий с ним гумусовый подгоризонт (A_2) также подсыхает и, в связи с этим, уплотняется. При выпадения мощных ливневых осадков уплотненный горизонт (A_2) препятствует быстрой фильтрации атмосферной влаги и ограничивает промачивание почвенной толщи только самым верхним гумусовым подгоризонтом. Дождевая вода не успевает фильтроваться, и это приводит к образованию слоя избыточной воды на поверхности почвы и, как следствие, к ее перераспределению (перетеканию) по элементам рельефа и временному аккумулированию в понижениях почвы.

Появление поверхностного (плоскостного) стока или переноса дождевой воды мы наблюдали только в сентябре и октябре. В результате перераспределения воды по элементам рельефа понижения получают значительное количество дополнительной влаги. На поверхности таких участков после прекращения дождя в течение нескольких

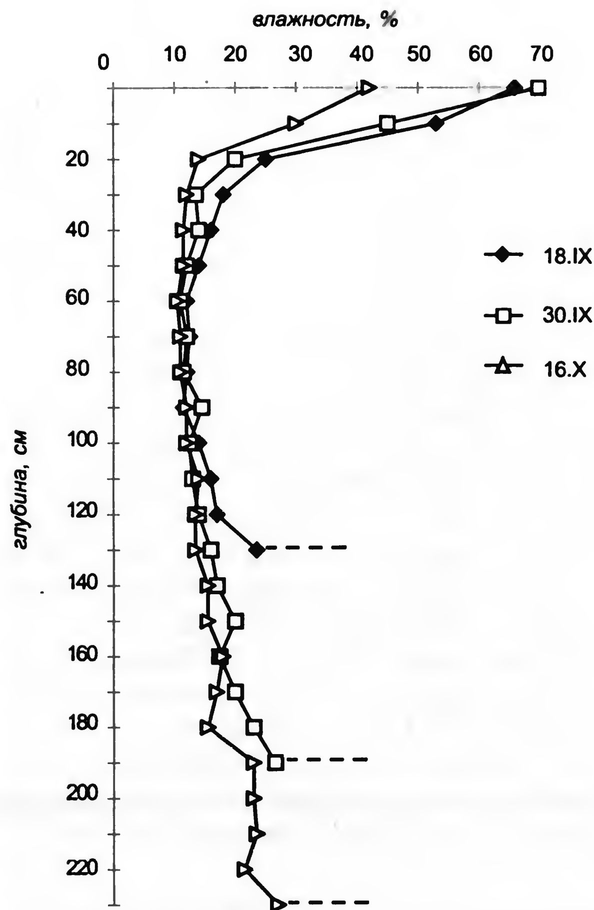


Рис. 11. Изменение уровня свободной воды в почве под диптерокарповым лесом перед началом сухого сезона (по измерениям 1994 г.). Пунктиром указан уровень свободной воды в почве на момент отбора проб.

часов находится медленно фильтрующаяся открытая вода, толщина слоя которой от 5 до 20 см в зависимости от размеров понижений. Формируются локальные участки с повышенной влажностью почвы, некий аналог водяных куполов начала влажного сезона. Вновь имеет место мозаичность увлажнения почвы, но уже в основном не внутрипочвенного до глинистых слоев, а относительно поверхностного. Влагоемкий почвенный материал, которым сложены почвы микропонижений, может накапливать и удерживать в себе дополнительную воду, не позволяя ей перемешаться в нижележащие латеритные слои.

Таким образом, в последние недели влажного сезона в микропонижениях рельефа происходит аккумулирование доступной для растений влаги.

Гумусовый горизонт на других участках плакора увлажняется ливневыми осадками на непродолжительное время. С октября почвенная толща с отметки 40–60 см (слой конкреций) и до глубины залегания глинистых горизонтов характе-

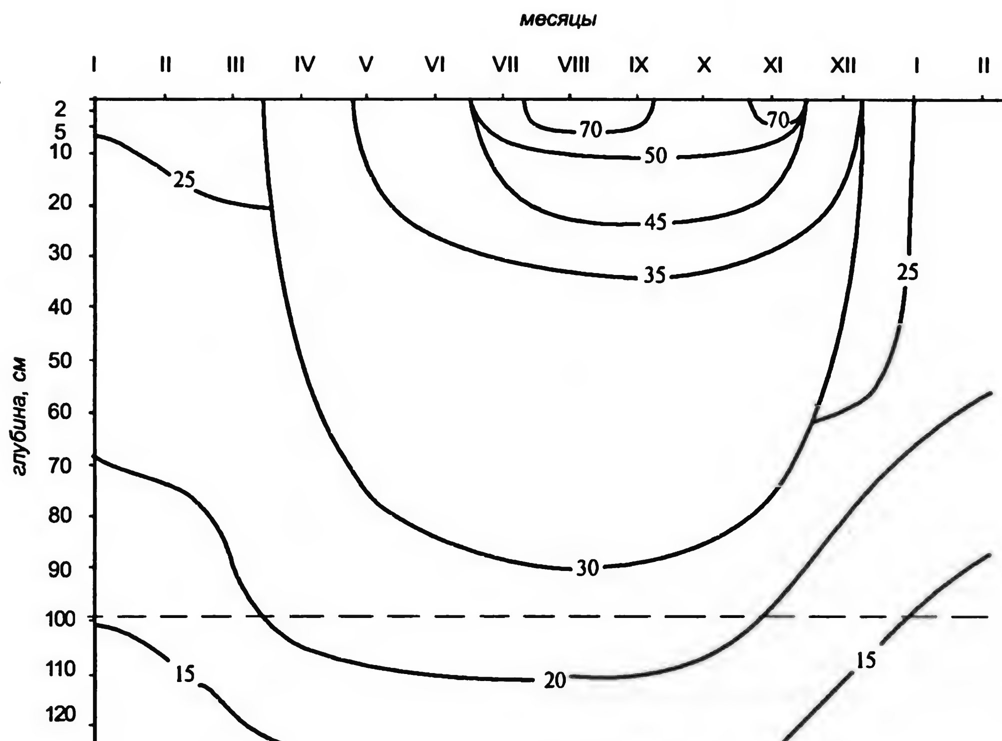


Рис. 12. Хроноизоплеты влажности почв (весовые %) микропонижений (глинистых линз) по измерениям 1994 г. Пунктиром показана глубина залегания латеритов.

ризуется постоянной низкой влажностью — меньше 10% (ВЗ).

На рис. 12 представлены хроноизоплеты влажности желтых почв блюдцеобразных микропонижений площадью от 1 до 4 м^2.

Отсутствие в почвенном профиле мощного слоя пизолитовых конкреций и однородное строение верхнего метрового слоя почвы определяют относительно равномерный ход гидрологических процессов. Пик влажности здесь приходится на вторую половину влажного сезона и связан с плоскостным переносом атмосферной воды. Высокая влажность верхних 30–40 см почвенной толщи поддерживается с мая по ноябрь-декабрь. В связи с мощностью суглинистого хорошо структурированного горизонта колебания влажности в нем имеют меньшую амплитуду по сравнению с маломощным гумусовым горизонтом красно-желтых почв. Влажность латеритных слоев под глинистыми линзами также характеризуется более высокими значениями.

Категории влажности для данного типа почв экспериментально не определялись. По нашему мнению, в определенной степени они сопоставимы с таковыми для суглинков, а именно: наименьшая влагоемкость (НВ) — 22%, влажность завядания (ВЗ) — 8,6% (Почвоведение, 1975: стр. 135).

Таким образом, в течение 9–10 месяцев в почвах желтых глинистых линз присутствует доступная для корней растений влага, это против 5-ти месяцев для красно-желтых почв. Ниже значения НВ влажность опускается только на границе с латеритным слоем.

Образование в почвенном покрове линз с однородными желтыми суглинистыми хорошо структурированными комковато-зернистыми почвами может быть связано, по нашему мнению, как с орографическими особенностями территории, так и с вывалом крупных деревьев, и с деятельностью термитов.

3.3.4. Роль термитов

Этот раздел, а также материалы, посвященные фуражировке лесных термитов (в разделе 4.3), обязаны своим появлением совместной работе с к.б.н. Н.В. Беляевой — специалистом по систематике термитов и биоповреждениям. По нашему убеждению, равнинный диптерокарповый лес стоит на таких «китах» как собственно *Dipterocarpus dyeri*, мощный латеритный слой ферраллитных почв и термиты, точнее процессы, связанные со строительством ими земляных куполов и потреблением (утилизацией) растительного опада. Понимание принципиальных вопросов строения и гидрологии почв, а также основных моментов биологии термитов позволило соединить имеющиеся знания и представить в виде двух вышеозначенных разделов.

Рассматривая строительную деятельность термитов, оговоримся, что речь будет идти, преимущественно, о самых многочисленных и важных для экологии леса видах термитов. Это термиты родов *Macrotermes* и *Odontotermes* из сем. Termitidae. В систематике термитов Юго-Восточной Азии имеется множество спорных и запутанных вопросов, суть которых заключена в отсутствии ревизии многочисленных sp. nova, описанных индийскими и китайскими энтомологами без взаимных ссылок и анализа литературы. В описании термитов мы ограничиваемся только их родовыми названиями.

Земляные гнезда термитов — термитники у представителей двух указанных родов отличаются по форме и размерам надземной части (здесь и далее как синонимы будут приводиться следующие названия: термитник, земляное гнездо, купол или земляной купол, при этом не обязательно, что форма термитника идеально куполообразная). У *Macrotermes* — это высокие (высотой 1–1,5 м, часто до 2 м, при диаметре 1–1,7 м) сооружения с башенными надстройками и почти отвесными боковыми стенками. Цвет стенок — желтый, на поверхности термитника не отмечено поселение растений. Гнезда *Odontotermes* более распластанные и не такие высокие (0,5–0,7 м высотой, редко до 1–1,2 м), часто зарастающие травами, и поэтому иногда трудно вычленяющиеся из других элементов рельефа; типичными являются земляные гнезда высотой 0,3–0,5 м и диаметром 2–2,5 м.

Термиты этих двух родов отличаются также и по внешнему виду. Солдаты *Macrotermes* достигают длины 20–25 мм, темноокрашенные, почти черные, с огромными саблевидно загнутыми мандибулами, длина которых достигает приблизительно 4 мм. Солдаты *Odontotermes* дифференцированы по размерам: крупные (их меньше) — 20–25 мм, мелкие — 10–12 мм (массовые), окрашены они в желто-коричневый цвет, иногда с красноватым оттенком.

На один гектар лесной площади, по нашим подсчетам, приходится не менее 100 земляных гнезд термитов родов *Macrotermes* и *Odontotermes*. Есть еще фекально-картонные гнезда термитов рода *Sulphureus,* а также *Termes* и других. Во время работы в лесу термитники постоянно находятся в поле зрения.

Расположение термитников по территории видимо случайное. Отыскать какие-либо закономерности в распределении земляных гнезд нам не удалось. Возможно это связано с тем, что гнездо, точнее семья существует на одном месте несколько десятков лет и природная обстановка за это время успевает измениться.

Первое время для нас оставалось загадкой, откуда термиты берут почву на строительство таких мощных земляных сооружений. Стенки купола сложены желтой глиной, в которую (намеренно или случайно) вкраплены мелкие, почти округлые пизолитовые конкреции диаметром 1–2 мм (редко 3 мм). Ничего вокруг термитников не указывало на присутствие подобного почвенного материала. Может он «добыт» из почвогрунтов с глубины в несколько метров? Найти ответ на этот вопрос помогли почвенные работы, проведенные с использованием почвенного бура, а также закладка разрезов и прикопок. Так удалось установить, что с определенного момента желтые почвы глинистых линз являются основным источником строительного материала для сооружения термитами наземных земляных гнезд.

С чего начинается и как ведется возведение земляных куполов-замков? В начале влажного сезона, когда после выпадения первых обильных дождей изменяется влажность внутри гнезда, в массе выплаживаются крылатые половые особи термитов. Из термитников выползают и собираются на верхней части купола многочисленные насекомые, наделенные крыльями. Взлетают они неуклюже, летят медленно, устремляясь сквозь лесной полог в вечереющее небо. В воздухе висит облако из термитов. Семья (гнездо) термитов «отправляет в свет» одноразово подавляющее число своих «волонтеров». Затем, на протяжении следующих 2–3 вечеров, из термитника вылетают лишь небольшие команды термитов. В полете насекомые становятся легкой добычей для птиц, приспособленных к ночному лову, — например, козодоев. На поверхности почвы и опада термитов активно поглощают пауки, ящерицы, крысы и прочие, — все, кто могут, переходят на питательную термитную диету. В результате этого большинство насекомых гибнет. Те немногие, кто уцелел, при приземлении сбрасывают крылья, «находят свою половину» и начинают обустраивать семейную жизнь приблизительно следующим образом. Прежде всего, закапываются в почву или ищут укрытие под стволом упавшего дерева. Выбор места случаен и совершенно не обязательно, что «медовый месяц» всех пар продлится без эксцессов. В почве устраивается небольшая камера. Возможно, что в заселении и освоении нового участка бывает задействована группа термитов, но только одна персона станет Царицей (или Самкой), продуцирующей яйца, другие же, изначально половые особи, превратятся (переродятся) в стерильных рабочих-строителей и нянек. Метаморфоз будет определен гормональной инъекцией, полученной от Самки.

Царица растет медленно, постепенно наращивая брюшко и превращаясь из подвижной в малоподвижную. Затем она вовсе прекратит любые перемещения. В центре основания гнезда (на уровне почвы или чуть ниже) у нее будет своя царская камера с возведенной над ней другой, воздушной (полой) камерой — самой крупной по размерам, дабы поддерживать постоянными температуру и, главное, влажность внутри гнезда. Царице будет положен штат деловитой и ответственной прислуги, призванной кормить-поить, убирать продукты метаболизма, обмывать-обтирать, массировать, стимулируя яйцекладучесть, принимать и оттаскивать яйца в инкубационные помещения, где, в свою очередь, заботу о них возьмет на себя другая группа ответственных незрячих неусыпных нянек. Живет царица долго, видимо, десятки лет, размеров достигает внушительных — 50–60 мм длины при диаметре брюшка 10–12 мм. От благоденствия Самки зависит благополучие семьи: чем она дольше живет, тем гнездо становится крупнее и многочисленнее, вокруг него со временем появляются дочерние семьи.

С гибелью царицы погибает вся семья, поскольку заместительниц у нее нет. Это относится к *Macrotermes* и *Odontotermes.* В лесу мы встречали мертвые термитники, выглядевшие как средневековые замки, не выдержавшие осады. На них поселяются травы, иногда самосев деревьев, купол постепенно оседает. Не один десяток лет простоит остов земляного гнезда, построенного термитами «на совесть».

Первые появившиеся личинки впоследствии становятся рабочими. Солдаты появятся несколько позднее т.к. армия будет находиться на иждивении у других членов семьи. Солдат кормят рабочие особи. Рабочие, наряду со строительными работами, собирают ингредиенты для грибных садов, перемалывают листья и древесину, копают, лепят комочки глины, смачивая их слюнными выделениями, переносят к гнезду строительный материал, ремонтируют и достраивают жилище. Солдаты всегда находятся рядом. Время от времени они проводят досмотр «своих» и «чужих», не трогая, однако, лягушек, моллюсков, кобылок и кивсяков.

Основная обязанность солдата — по колебанию субстрата определить неприятеля и броситься на него «не щадя живота своего». Нам пришлось убедиться на собственном опыте, что кожа пальцев рук и ступней ног под действием челюстей термитов рассекается мгновенно. Если солдат сильно заглубил в недруга свои серповидные челюсти — мандибулы, то разжать их он уже не в силах — зубцы на внутренней стороне не позволяют этого сделать. Так и висит термит на укушенном объекте, активно работая в воздухе лапками. Когда спешно стряхиваешь термитов-солдат, успешно атаковавших тебя, на коже помимо сочащихся кровью ранок, остаются еще и головы бедолаг, доблестно выполнивших свой долг. Охрана фуражировочной территории эшелонирована: передовая часть солдат бродит на удалении 0,5–0,7 м от основной группы. При приближении противника солдат производит дробное постукивание головой о субстрат, предупреждая других термитов, на это ему тем же отвечают его собратья.

Рабочие термиты строят подземные камеры (вентиляционные, для грибных садов, для Царицы и инкубаторы), возводят внешний холм, надстраивают и ремонтируют его. Вот тут и возникает проблема: откуда взять легко формующийся и затвердевающий при высыхании строительный материал? Основным источником его становится ближайшая к месту поселения термитов почвенная глинистая линза. Рабочие по проложенным ими подземным ходам-тоннелям, не выходя на поверхность — иначе муравьи нападут, — добираются до глины. Смочив глину слюной, формуют комочек, затем бредут в обратном направлении и выталкивают через внешний ход на поверхность комочек ценного стройматериала. Создается впечатление, что есть этап черновой работы — создание объема с принципиальным приданием формы сооружению, за ним наступает этап отделочных работ: выглаживание стенок, заполнение пустых пространств и т.д. Основные работы ведутся ночью. Во влажном сезоне после выпадения ливневых дождей наблюдаются «строительные авралы». Так, за одну ночь на куполе может вырасти глинистый конус высотой до 20 см и диаметром 10–14 см. Он влажный и мягкий. На разрезе внутренний ход, по которому насекомые выносили глину на поверхность купола, не просматривается, но глубже наталкиваешься на одну из камер, из пробоины которой мгновенно появляются крупные солдаты, начинают суетиться рабочие особи и срочно заделывать брешь.

Глина, высыхая, уплотняется так, что в сухую стену термитника саперная лопата заглубляется не более чем на 1 см. После дождя стенки купола, принимающие капли, смачиваются на 2–2,5 см. Боковые стенки, по которым стекает вода, увлажняются на 1 см. Не может быть и речи о том, что термитник промокнет, ведь толщина боковых несущих стен и кровли до 20 см.

Форма термитников со временем претерпевает изменения. Изначально это конус, затем — купол (полусфера), позднее — все более и более

походит на горный массив с выраженной вершиной. Внутри термитный дом представляет собой систему обособленных или переходящих друг в друга камер. По периметру земляного гнезда сосредоточены камеры с грибными садами, в центре и под садами — соединяющиеся между собой вентиляционные камеры. Удивительно, но грибные сады своими многочисленными бороздами, углублениями и лабиринтами напоминают муляж человеческого мозга из школьного кабинета биологии. Диаметр сада (он почти круглый) — 12–14 (16) см. Число садов около дюжины. Под главной воздушной камерой, имеющей высоту свода 40–60 см, находится обитель Царицы, вокруг нее сосредоточены отборные войска. Чем ближе к главному животворному месту термитника, тем больше встречается некрупных по размерам камер с яйцами, личинками и нянюшками, ухаживающими за ними: На рис. 13 представлена общая схема строения земляного гнезда термитов *Macrotermes* sp., на фото — разрез термитника и его общий вид.

Мы конспективно проследили за появлением и формированием гнезда термитов. После возведения глинистого купола на поверхности почвы возникает возвышение, — в мозаику микрорельефа добавился новый элемент. Из глинистой линзы убыло, а на поверхности почвы — прибыло и будет еще прибывать в течение последующих нескольких десятков лет. Такой же процесс протекает и на других участках леса, по крайней мере на всех плакорных. Соответственно, постепенно меняется микрорельеф, изменяются пути стока атмосферной воды, которая теперь вынуждена огибать земляную постройку термитов. Это приведет к тому, что перестанут пополняться одни глинистые линзы и начнут формироваться другие. Указанные процессы будут происходить постепенно и все, кого это затронет, успеют приспособиться к меняющимся условиям обитания.

Земляной купол с мощными стенками, не пропускающими воду, является своеобразным экраном, препятствующим промачиванию почвы под ним (в границах проекции купола). Чтобы убедиться в этом, мы пробурили несколько скважин в термитниках разной величины (рис. 14). Термитник действительно экранирует залегающую под ним почву от атмосферной влаги —вода

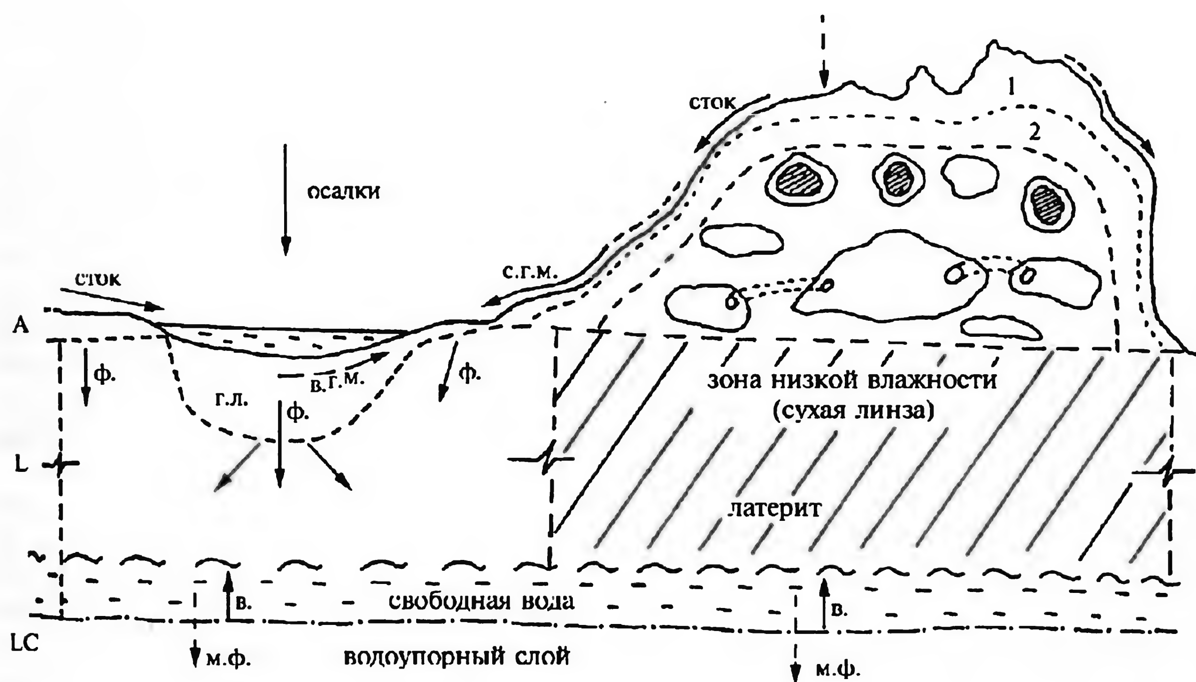


Рис. 13. Общая схема строения земляного гнезда термитов с элементами гидрологии.
— атмосферные осадки, — сток с поверхности почвы и термитника, в.г.м. — вынос материала из глинистой линзы в термитник, с.г.м. — снос глинистого материала с поверхности термитника, — временно застаивающаяся (в микропонижениях) вода, 1. — зона промачивания атмосферными осадками, 2. — буферная зона низкой влажности, — грибные сады, — воздушные камеры, — ходы сообщений, ф. — фильтрующаяся вода, м.ф. — медленно фильтрующаяся (в глинистые слои) вода), в. — водоупорный слой, A — гумусовый горизонт, L — пизолитовый латерит, LC — переходный к глинистому горизонт, г.л. — глинистая линза.

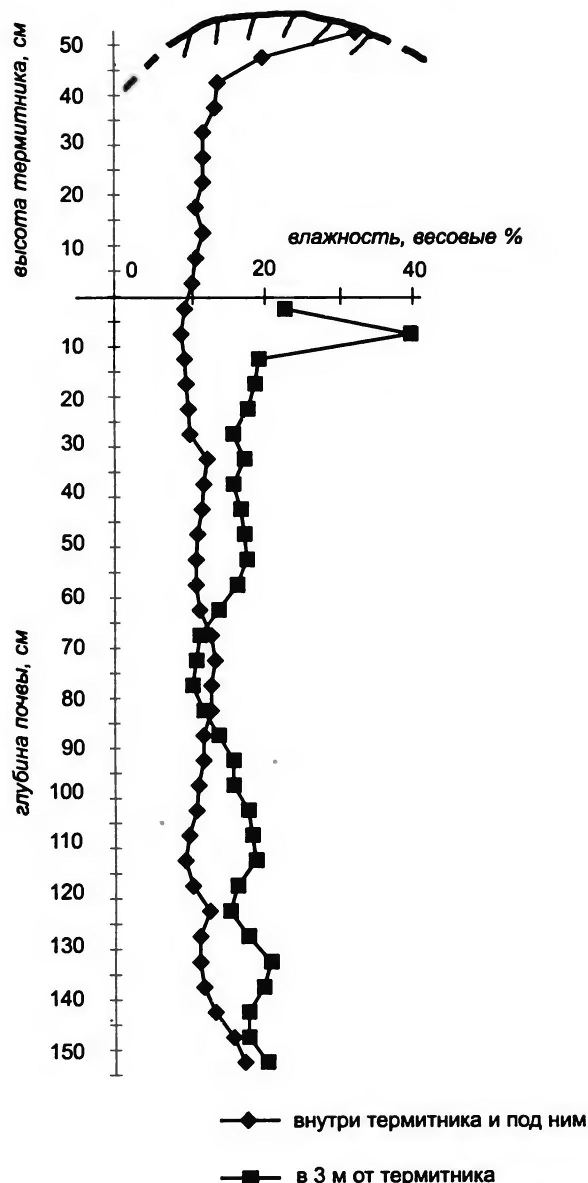


Рис. 14. Влажность почвы (весовые %) под термитником и на расстоянии 3 м от него.

стекает по стенкам постройки и перераспределяется вокруг купола. Под самим же гнездом сохраняется сухая (постоянно!) почва, чему также способствует залегающий ниже дренажный слой из пизолитового латерита, лишенный капиллярной каймы.

Постепенно с дождями с земляного гнезда смывается глина и поверхность купола становится шершавой из-за выступающих латеритных конкреций. За сезон дождей с термитника сносится слой глины толщиной до 1 мм. Таким образом, идет процесс возврата илистых частиц в почву.

Термитник и почва под ним являют собой сухие островки в сезонно влажном тропическом лесу. Этим научились пользоваться разные животные. Мощные стенки земляного купола, особенно в его основании, позволяют лесным крысам выкапывать здесь норы и занимать, образно говоря, цокольный этаж. Нора имеет горизонтальное (или с небольшим уклоном) направление, протяженность — 30–70 см, — в зависимости от вида крыс и величины земляного купола. Наиболее протяженные ходы в термитнике роет крупная крыса *Berylmys bowersii*, у других видов крыс норы менее глубокие. Гнездовую камеру, расположенную в конце хода, животные выстилают листьями. Здесь они проводят дневное время, закрывая листьями вход в гнездо. В гнездовой камере поддерживается почти постоянная температура и низкая влажность.

Подавляющее большинство термитников осваивается грызунами, а также пресмыкающимися (ящерицами и змеями). Кроме того, в боковых стенках земляных куполов часто поселяются мелкие термиты (иной таксономической принадлежности), которые не строят собственных внешних гнезд.

3.4. Растения диптерокарпового леса

3.4.1. Деревья

В лесном массиве Ма Да произрастает 350–400 видов деревьев, относящихся к 49 семействам: Anacardiaceae, Annonaceae, Apocynaceae, Arecaceae, Bignoniaceae, Bombacaceae, Burseraceae, Capparaceae, Combretaceae, Connaraceae, Clusiaceae, Datiscaceae, Dilleniaceae, Dipterocarpaceae, Ebenaceae, Elaeocarpaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Fagaceae, Flacourtiaceae, Icacinaceae, Irvingiaceae, Gnetaceae, Kiggellariaceae, Lauraceae, Lecythidaceae, Loganiaceae, Lythraceae, Magnoliaceae, Malvaceae, Melastomataceae, Meliaceae, Moraceae, Myrsinaceae, Myrtaceae, Ochnaceae, Podocarpaceae, Rhizophoraceae, Rosaceae, Rubiaceae, Rutaceae, Sapindaceae, Simaroubaceae, Sterculiaceae, Theaceae, Tiliaceae, Verbenaceae, Violaceae, Ulmaceae.

Фоновыми являются 100–120 видов древесных пород. По числу входящих в них видов доминируют следующие семейства: Annonaceae, Euphorbiaceae, Rubiaceae, Sterculiaceae, Lauraceae. В верхних подъярусах древостоя преобладают представители семейств Anacardiaceae, Dipterocarpaceae, Elaeocarpaceae, Irvingiaceae, Lauraceae, Meliaceae. В нижних — Annonaceae, Clusiaceae, Ebenaceae, Euphorbiaceae, Icacinaceae, Lecythidaceae, Myristicaceae, Myrtaceae, Rubiaceae, Sapindaceae, Simaroubacea, Verbenaceae. Среди небольших деревьев последнего древесного подъяруса преобладают виды семейств Arecaceae, Euphorbiaceae, Myrsinaceae, Rhizophoraceae, Rubiaceae, Rutaceae, Violaceae. На переувлажненных, вре-

менно заливаемых почвах понижений доминируют виды из таких семейств, как Arecaceae, Elaeocarpaceae, Lythraceae, Myristicaceae.

Нарушенные первичные биотопы заселяются пионерными древесными растениями из семейств Euphorbiaceae, Fabaceae, Malvaceae, Rubiaceae, Rutaceae, Sterculiaceae, Tiliaceae, Ulmaceae.

Некоторые виды деревьев отмечены на территории массива единично. В частности, представители сем. Datiscaceae, Juglandaceae, Magnoliaceae, Podocarpaceae.

Наиболее крупные экземпляры деревьев принадлежат к семейству Dipterocarpaceae — так *Dipterocarpus dyeri* достигает высоты 55 м, диаметра ствола на высоте 1,3 м — 120 см. Найдены пни диаметром 240 см, — к сожалению живые деревья с такими параметрами не отмечены. Очень крупных размеров достигает *Irvingia malayana* (Irvingiaceae), высота которой хотя и не превышает 35–40 м (что обычно для равнинных лесов), но диаметр ствола может быть до 3 м, дерево при этом развивает огромные досковидные корни. Самое мелкое из найденных в массиве деревьев — *Saprosma cochinchinensis* (Rubiaceae) — максимальная высота которого — 1,6 м, диаметр ствола в основании — 4 см; ствол часто искривлен, покрыт мхами и папоротниками, крона уплощена и имеет радиус 0,4–0,7 м.

Древостой имеет сложную структуру, в которой выделяется несколько вертикальных составляющих, — подробно вопросы вертикальной структура рассматривается в Главе 6, здесь же мы ограничимся замечанием, что в древесном ярусе мы выделяем пять подъярусов.

Стволы деревьев двух верхних подъярусов обычно прямые, колонновидные, слабо сбежистые, очищены от сучьев до высоты 20–27 м, в сечении круглые, исключение составляют *Dacryodes rostrata* (Burseraceae), *Irvingia malayana* (Irvingiaceae), *Metadina trichotoma* (Rubiaceae), *Xerospermum microcarpum* (Sapindaceae) — на стволах которых образуются глубокие продольные борозды, кроме этого стволы иногда винтообразно закручены. Следует заметить, такая закрученность стволов является надежным идентификационным признаком последних двух пород. Деревья нижних подъярусов демонстрируют значительное разнообразие стволов по форме поперечного сечения. Часто стволы в разной степени искривлены и наклонены.

У многих видов деревьев, вне зависимости от их положения в древостое, кора стволов тонкая и мягкая. Толщина коркового слоя колеблется от 1 мм (у *Lagerstroemia duperreana* менее 1 мм) до 20 мм. Кора некоторых древесных пород по толщине напоминает пленку или бумагу. Поверхность стволов — от гладкой до в различной степени трещиноватой. У некоторых видов деревьев кора отслаивается и частицы коры накапливаются у основания ствола дерева. Старая кора некоторых видов *Lagerstroemia*, отслаиваясь, обнажает молодую кору, окрашенную в зеленый цвет — такие участки коры способны фотосинтезировать. Под отслаивающейся корой ряда древесных пород поселяются муравьи (крупные, до 20 мм), живущие немногочисленными семьями, а также сколопендры, сверчки, пауки и ящерицы (гекконы).

Рельеф поверхности ствола и скелетных ветвей, плотность коры и, в меньшей степени, ее толщина определяют, по нашему мнению, поселение на дереве эпифитных и полуэпифитных растений. Большинство видов эпифитов и полуэпифитов предпочитают стволы с мягкой, шершавой и трещиноватой корой. При этом, смоляные карманы в древесине, выходы смолы в виде потеков на стволе не являются препятствием для эпифитов. На поверхности стволов многих деревьев поселяются колонии водорослей и накипные лишайники, — в результате этого на фоне темной коры возникают разные по форме, чаще концентрические, пятна колоний, окрашенные в различные тона зеленого и серого цвета. На деревьях с гладкой корой эпифиты не отмечены. В качестве примера можно привести *Buchanania lucida* (Anacardiaceae) и *Tetrameles nudiflora* (Datiscaceae). Кора у этих деревьев тонкая, гладкая, при том, что у *B. lucida* она плотная, а у *T. nudiflora* — мягкая. Крупные листовые эпифитные лишайники обычны в кронах таких древесных пород как *Dipterocarpus dyeri, D. turbinatus, Shorea cochinchinensis, Hopea odorata* (Dipterocarpaceae), *Mangifera cochinchinensis* (Anacardiaceae).

Цвет коры и характер поверхности ствола, по нашему опыту, часто позволяют идентифицировать деревья до уровня семейства: так у Myrtaceae — кора красная (разных оттенков), у Ebenaceae — темно-серая до угольно-черной, у Annonaceae — серо-зеленая до темно-серой, у Elaeocarpaceae — светло-серая почти белая или желто-коричневая (но встречается и темно-сера, у Meliaceae — преимущественно коричневая и серая. Очевидно, что чем крупнее семейство или род, тем большее разнообразие признаков коры им присущи. Тем не менее, в предгорных и горных лесах по внешним признакам коры уверенно идентифицируются представители такого богатого сем. как Fagaceae. С возрастом цвет коры деревьев может меняться, при этом стволы у молодых деревьев обычно окрашены ярче, у старых же экземпляров кора более тусклая и темная. Исключение

составляют *Dipterocarpus dyeri, Lagerstroemia duperreana* и некоторые другие породы, цвет коры которых с возрастом не меняется.

В основании стволов деревьев, преимущественно из верхних подъярусов, формируются досковидные корни, разные по размерам и конфигурации. У древесных пород, предпочитающих переувлажненные почвы, развиваются ходульные и дыхательные корни (подробнее о корнях см. раздел 3.5).

Развитие порослевых побегов на стволах крупных деревьев, за исключением *Pterospermum grandiflorum* (Sterculiaceae), отмечается редко. Однако поросль активно формируется у основания сломанных или спиленных деревьев, особенно из нижних подъярусов и у подроста. Способность деревьев к образованию пневой поросли, помимо генетической предрасположенности, связана, по нашему мнению, с толщиной и плотностью коры. Так у диптерокарпов порослевые побеги формируются только у растений, не достигших диаметра 20 см, а у *Irvingia malayana* и *Elaeocarpus darlacensis* с мягкой и тонкой корой пневая поросль образуется даже на пнях, оставшихся от крупных деревьев. В случаях значительного наклона ствола дерева к поверхности почвы, в основании скелетных веток могут развиваться придаточные корни. У разных древесных пород укореняются скелетные ветки, прижатые к поверхности почвы при падении деревьев. Образование придаточных корней (изначально воздушных) на скелетных ветках или стволе свойственно многим породам деревьев из подчиненных подъярусов. Придаточные корни могут образовываться и в основании порослевых побегов.Так у *Lagerstroemia duperreana* часто укореняются отделившиеся от дерева во время влажного сезона скелетные ветви. Сезонные воздушные корни деревьев имеют длину не более 30 см.

Кроны деревьев верхнего подъяруса подняты высоко — высота основания крон составляет 24–28 м, у диптерокарпов — 30–35 м. Скелетные ветви, формирующие крону, массивные — их размах достигает 12–20 м, диаметр основания 40–60 см. Разнообразие форм крон у крупных деревьев сводится, в основном, к вариантам овальной (до шаровидной) и уплощенной (до зонтиковидной) форм. Деревья нижних подъярусов формируют кроны от конусовидной до шаровидной, при этом кроны могут быть очень плотными и сильно затенять под собой поверхность почвы. Радиус крон у деревьев подчиненных подъярусов 2–4 м. Красивые темно-зеленые, плотные конусовидные кроны отличают древесные породы из сем. Annonaceae: *Sageraea elliptica* и *Polyalthia* spp.

Степень ветвления у большинства видов деревьев верхних и нижних подъярусов леса не выходит за пределы 3-го порядка (против 4-5 порядков у древесных пород в лесах умеренной зоны, а также в горных лесах Вьетнама). В известной мере такая особенность морфологии деревьев равнинного диптерокарпового леса определяет небольшой процент ежегодного веточного опада в общей мортмассе. Ветки в кронах деревьев нижних подъярусов часто располагаются в горизонтальной плоскости и отходят от ствола под прямым углом. Такой тип ветвления особенно характерен для представителей сем. Annonaceae, Clusiaceae и Myristicaceae.

Высокие деревья с мощными кронами и толстыми скелетными ветками привлекательны для крупных лесных птиц-кронников — именно так называется отдельная группа птиц по предпочитаемости обитания в кроновом пространстве верхнего или верхних подъярусов. Для кронников, освоивших верхние «этажи» тропического леса, присутствие в пологе крупных деревьев жизненно необходимо для устройства гнездовой камеры — дупла. К таким птицам относятся бородастики (или бородатки), попугаи, дятлы и птицы-носороги. Важно отметить, что птицы вторично не используют построенные ими дупла, а вынуждены искать каждый год новое дерево, подходящее для устройства в нем дупла. Для присады — места на небольшом удалении от дупла для обозрения округи — ветки дерева должны быть прочными, чтобы выдерживать крупную птицу. В построенных птицами дуплах затем поселяются летяги, совы — мелкие и крупные, летучие мыши и общественные насекомые. Мощные высокие деревья дают пристанище большому количеству видов животных, чья жизнь связана с дуплами, и, соответственно, при изъятии таких деревьев в процессе рубок лесные животные лишаются возможности устраивать гнездовые камеры и выращивать потомство, что приводит к постепенному исчезновению их в лесном массиве.

Само дупло в определенной степени является зоной ослабления в стволе или ветке дерева и может стать причиной их излома во время сильного ветра или дождя.

Листья у деревьев верхнего подъяруса простые, крупные, овальные по форме, плотные, глянцевые с хорошо заметным восковым слоем. Древесные породы подчиненных подъярусов развивают как простые, так и сложные листья. Листовые пластинки некрупные, у некоторых видов всего 5–7 см длиной при ширине 2–2,5 см. Сложные листья характерны для представителей семейств Anacardiaceae, Bignoniaceae, Burseraceae,

Euphorbiaceae, Fabaceae, Meliaceae, Rutaceae, Sapindaceae, Simaroubaceae, Sterculiaceae и Verbenaceae. Простые — для Annonaceae, Anacardiaceae, Dipterocarpaceae, Elaeocarpaceae, Euphorbiaceae, Fagaceae, Irvingiaceae, Lauraceae, Myristicaceae, Rubiaceae, Sterculiaceae, Tiliaceae. Листовые пластинки преимущественно цельнокрайние. Черешок листа (или листочка) часто укороченный, лист почти сидячий. Верхняя поверхность листа обычно гладкая и глянцевая, редко — опушенная, зеленого или темно-зеленого цвета; по окраске часто контрастирует с нижней поверхностью — спектр окраски последней от белой до голубой. Например, у видов из сем. Annonaceae, Myristicaceae нижняя поверхность листовых пластинок часто различных оттенков голубого цвета, у представителей Burseraceae и некоторых видов из Elaeocarpaceae — почти белого. Молодые листья многих древесных пород окрашены в светло-зеленые (*Irvingia malayana*), красные (*Aporusa ficifolia* H.Bn., *Paracleisthus siamensis*), коричневые и фиолетовые тона (*Mangifera cochinchinensis, Gonocaryum subrostratum* Pierre, *Buchanania lucida* и др.).

Листья многих деревьев имеют кончик-капельницу — на этот факт указывают П. Ричардс (1961), V. Vareschi (1980) и многие другие исследователи. Наряду с досковидными корнями и каулифлорией кончик-капельница является неотъемлимым атрибутом морфологических причуд тропической флоры. Выдвинуто множество объяснений наличия оттянутой вершины листовой пластинки (можно обратиться к последней редакции «The rain tropical forest» Richards, 1996). Мы также не обошли вниманием этот морфологический нюанс. Кончик-капельница отмечается у большинства деревьев, растущих в различных тропических лесах Вьетнама, от равнинных до горных; листовые пластинки при этом могут быть плотными или мягкими, гладкими или опушенными, сидячими или с длинным черешком, но все они преимущественно узкие — длина в 2 и более раза превышает ширину. Наличие кончика-капельницы не зависит от иерархии деревьев в древесном пологе, во всех подъярусах есть деревья, листья которых снабжены кончиком-капельницей, так и деревья без таковой. Листья, имеющие капельницу, также подвержены обрастанию эпифиллами, как и без нее, поэтому нельзя утверждать, что оттянутый кончик способствует очищению поверхности листа от воды. В дожди вода скатывается с листьев в самых разных направлениях — как по главной жилке, так и по боковым. Предположительно, появление кончика-капельницы диктует сценарий, по которому идет формирование листовой пластинки, а именно: с преобладающим ростом (удлинением) главной жилки. Лист как бы вытягивается, стремясь захватить пространство, и, только почти достигнув своей полной длины, начинает наращивать боковые жилки. Видимо, появление капельницы в значительной степени определяется скоростью формирования листовой пластинки.

Для представителей сем. Anacardiaceae (*Mangifera cochinchinensis*), Elaeocarpaceae (*Elaeocarpus lacunosus* Wall.), Lauraceae (*Litsea vang* Y.Lic.), Moraceae (*Artocarpus* sp.), Sterculiaceae (*Scaphium lychnophorum* (Hance) Kost., *Pterospermum grandiflorum*) свойственен возрастной диморфизм листьев. Листья подроста обычно в несколько раз превосходят взрослые по размерам, при этом листовые пластинки часто рассечены против цельных у взрослых. Так, у подроста *Dillenia* sp. (Dilleniaceae) лист может достигать длины 70–80 см, у взрослых деревьев всего 20–25 см, у *Dipterocarpus dyeri*, соответственно, 60 см против 20 см.

Феноритмика деревьев видо- и местоспецифична — этой фразой мы хотим подчеркнуть зависимость прохождения фенологических фаз как от таксономической принадлежности дерева так и от его иерархии в древесном ярусе. Все деревья в изученнных лесах в той или иной степени листопадны. Ежегодно, в фиксированные по годам сроки у деревьев из хорошо освещенных верхних подъярусов леса происходит полная смена листьев. Небольшие отклонения по срокам листопада, определяются спецификой климатических условий года. Пик листопада наблюдается в декабре-феврале. В этот период на поверхность почвы поступает основная масса ежегодного листового опада (подробнее см. раздел 4.3). Для деревьев нижних подъярусов характерны частичная смена листьев и индивидуальные сроки смены листьев. Деревья верхнего подъяруса остаются без листьев на непродолжительное время и уже через несколько суток начинают формироваться новые листовые пластинки. Крупные *Lagerstroemia duperreana* в начале сухого сезона сбрасывают листья и только через 4–4,5 месяца в конце марта перед влажным сезоном разворачивают окрашенные в желтый цвет глянцевые листовые пластинки. Это исключение из общего событийного ряда.

Цветение связано с периодом смены листьев. Формирование одиночных цветков и соцветий происходит или одновременно с развертыванием листовых пластинок новой генерации или с небольшой временной задержкой (см. также Главу 4 и Главу 7 — Феноритмика ... и Повидо-

вые очерки ...). Деревья, находясь в безлистном состоянии, не цветут — за исключением представителей рода *Bombax* (Bombacaceae) и полуэпифитного *Ficus* sp. Появление цветков у *Bombax ceiba* L. на необлиственных ветках связано, по-видимому, с опылением их летучими мышами, правильнее — с посещением цветков для получения порции нектара и одновременным опылением. Листья у этих деревьев пальчато-сложные, крупные, с плотными листочками, колеблящимися на ветру. Очевидно, что цветение с одновременным развертыванием листьев сделает процесс опыления если не невозможным, то создаст летучим мышам значительные сложности, ограничив их возможности.

Массовое цветение большинства деревьев верхних подъярусов приходится на декабрь-январь, отдельные фоновые виды, такие как ирвингия, цветут в марте — в самый пик сухого сезона. Кроны огромных ирвингий покрываются облаком из мелких желтых цветков и дурманящий медовый аромат наполняет лес. Особенно он ощутим в полуденное время, когда температура под пологом леса достигает 32–34°С.

Деревья нижних подъярусов цветут преимущественно в начале влажного сезона (май-июнь), отдельные экземпляры представителей сем. Annonaceae, Euphorbiaceae, Lecythidaceae, Myrtaceae, Rubiaceae цветут с непродолжительными паузами в течение всего года (см. раздел 4.2.). Феномен продолжительного цветения и соответственно плодоношения у подпологовых видов очень важен. У этих древесных пород никогда не бывает массового плодоношения, обычно на одном дереве развивается всего несколько плодов, которые после опадения часто поедаются лесными грызунами или птицами. В те же годы, когда созревание плодов совпадает с периодом массового плодоношения у пород из верхних подъярусов или с сильными продолжительными ливнями, эти деревья получают шанс продолжить себя. Как только сбитые дождем плоды укроет листовой опад, они становятся трудно доступными для грызунов. Специализированные распространители плодов у подпологовых деревьев отсутствуют (возможно, за небольшим исключением — мелкие плоды и семена могут растаскивать муравьи). Вот и приходится подпологовым деревьям компенсировать отсутствие массового плодоношения его протяженным циклом.

Каулифлория отмечена только у подпологовых видов деревьев и свойственна представителям сем. Annonaceae (*Goniothalamus dongnainensis* Fin. et Gagn., *Polyalthia harmandii* (Pierre) Fin. et Gagn., *Sageraea elliptica* Hook.et Th.) и некоторым Euphorbiaceae (*Antidesma bunius* Spreng., *A. roxburghii* Wall., особенно — *Baccaurea sapida* Muell.), Moraceae (*Ficus* spp. — преимущественно у некрупных собственно корневых растений).

Цветки большинства видов деревьев посещают различные насекомые: дневные чешуекрылые, пчелы и осы, двукрылые, жесткокрылые, полужесткокрылые. В цветках *Polyalthia*, которые образуются на стволе, на внутренней стороне лепестков поселяются тли, охраняемые муравьями. Тычинки цветков часто объедают мелкие жуки, кроме того, раскрывшиеся цветки привлекают дневных чешуекрылых и ос. Цветки Myrtaceae, в частности *Syzygium longiflora* F. Vill., посещают птицы — нектарницы (Nectariniidae) и бабочки (бражники — Sphingidae). Самое значительное скопление насекомых мы наблюдали во время цветения *Irvingia malayana* (когда почти одновременно зацвели крупные деревья) — создавалось впечатление, что все насекомые леса собрались на них.

Пик плодоношения у деревьев приходится на вторую половину сухого — начало влажного сезонов (март-май, частично июнь-июль). Деревья с сочными плодами (например из сем. Clusiaceae) плодоносят во время влажного сезона.

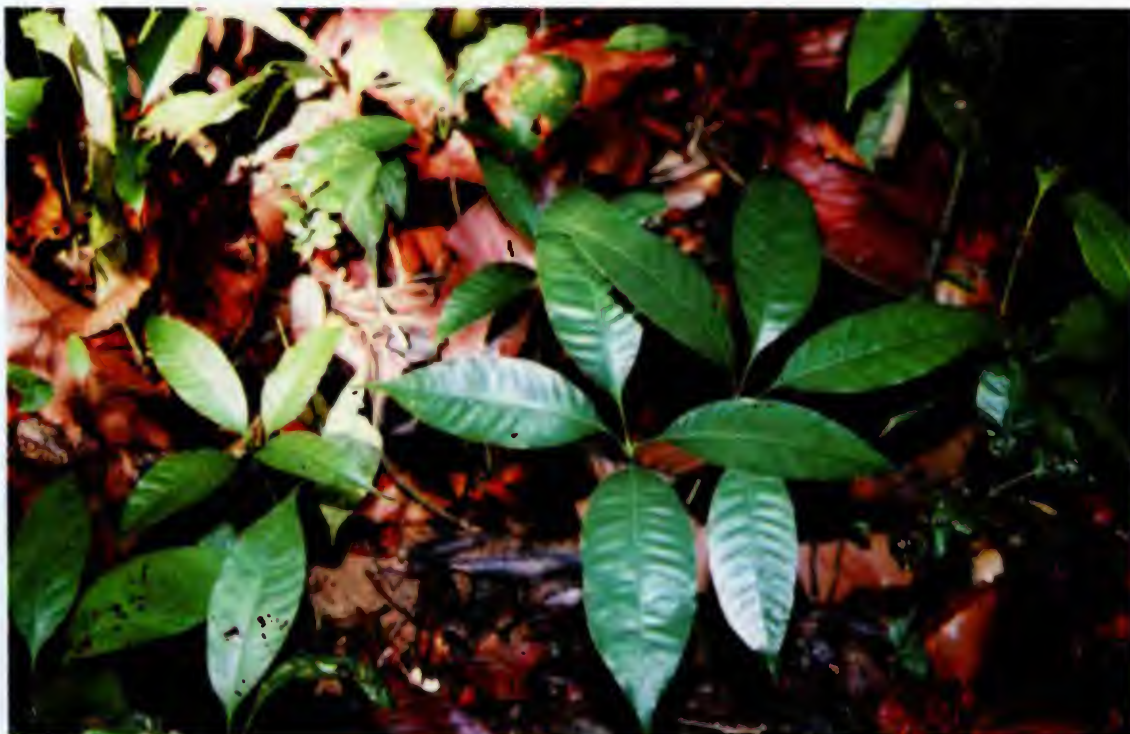
Большинство деревьев хорошо возобновляется семенами. Случаи вегетативного размножения деревьев также отмечены, но не носят массового характера.

Семена и плоды в кронах деревьев и на поверхности почвы (опада) поедаются различными лесными животными: в большей степени птицами — специализированными и факультативными фруктоядами (Калякин, 1997) и млекопитающими, особенно белками и лесными крысами. Период массового плодоношения у деревьев верхних подъярусов совпадает по времени с появлением потомства у лесных крыс (Шекарова, 1997).

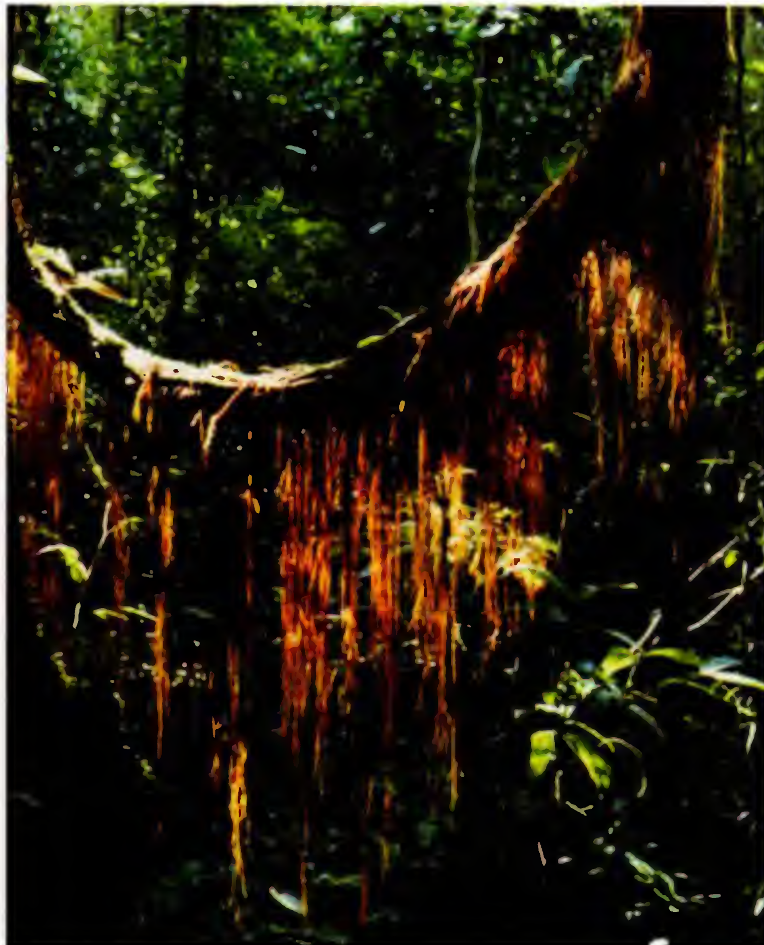
По нашим наблюдениям плодами *Dipterocarpus dyeri* и *Irvingia malayana* активно питаются белки. Животные отыскивают плоды в кроне дерева или собирают их с поверхности почвы. Питание плодами в кронах диптерокарпов начинается с середины февраля и продолжается до середины-конца марта (до их массового опадения), при этом крупные белки из рода *Callosciurus* являются основными потребителями плодов диптерокарпов. В начале-середине июня белки переходят на питание сочными костянками *I. malayana*, поедая плоды, находящиеся в кроне дерева (опавшие плоды, как правило, они не подбирают). Таким образом, плоды диптерокарпа и ирвингии, благодаря продолжительности (в сум-



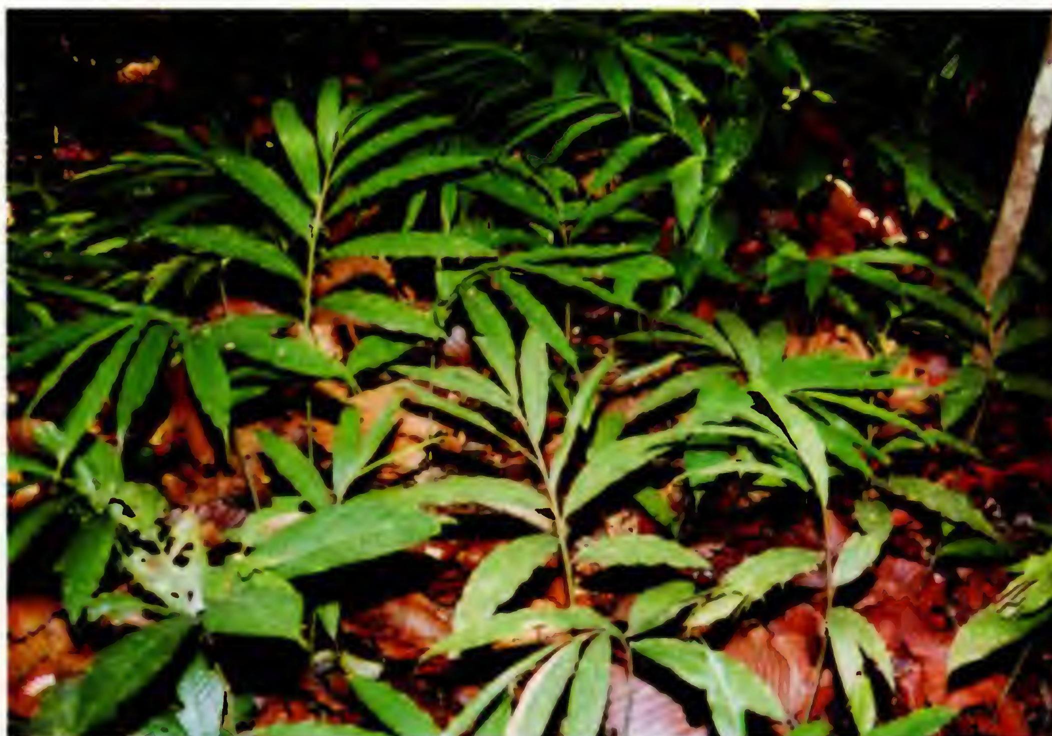
Polyalthia sp. — развитие цветков на стволе дерева диаметром 5 см



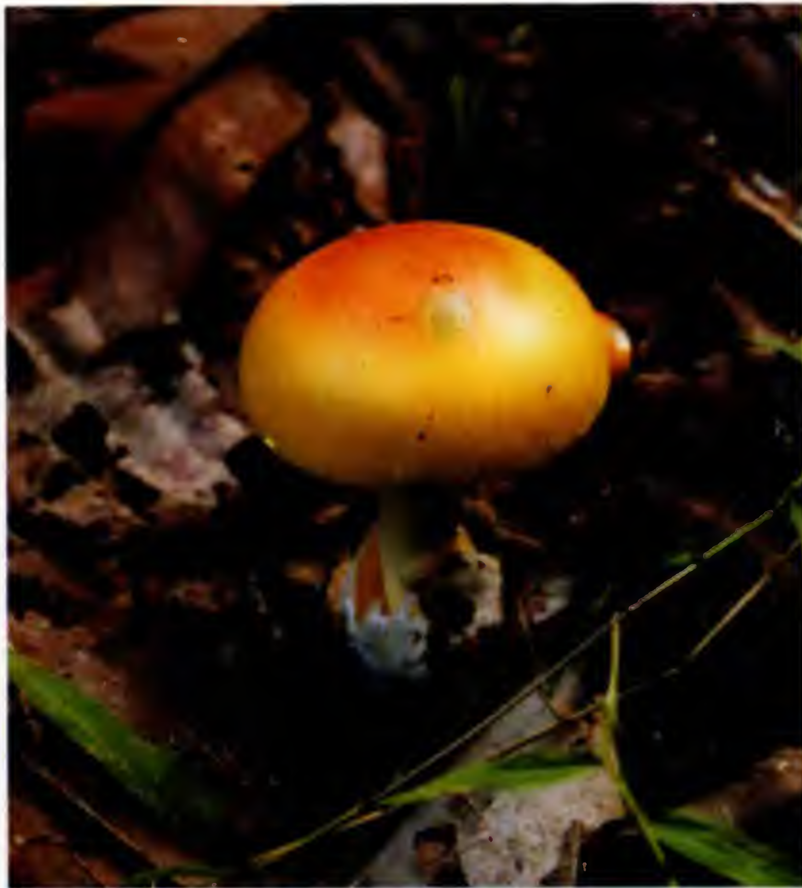
Самосев *Mangifera cochinchinensis*



Воздушные корни лианы *Abrus mollis*



Монодоминантное пятно *Alpinia* sp. под кроной *Dipterocarpus dyeri*



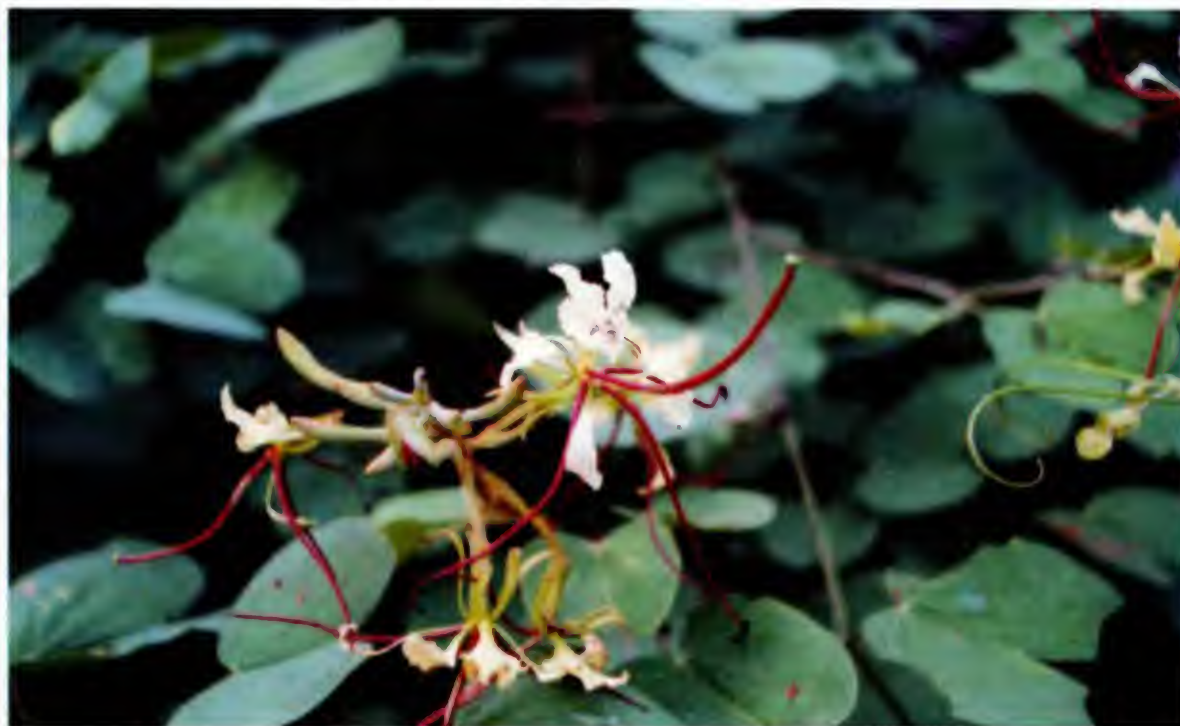
Плодовое тело гриба *Amanita* sp.



Плодовое тело гриба *Cantarellus* sp.



Эпифиллы на листьях деревьев нижних подъярусов



Соцветие лианы *Bauhinia* sp.

ме) периода плодоношения и значительной массе, составляют основную кормовую базу для белок рода *Callosciurus* с февраля по июнь. Наряду с белками этого рода в равнинных лесах многочисленны и белки рода *Tamiops* (гималайская белка), значительно уступающие первым в размерах и весе (40–50 г против 200–250 г) (Рожнов, Кузнецов, 1992). Белки *Tamiops* способны собирать плоды деревьев с веток диаметром всего 2–3 мм. Так во время массового плодоношения *Buchanania lucida* (Anacardiaceae) мы наблюдали, как белки активно питались плодами этого дерева. Кроме того, в отличие от более крупных белок, они посещают кроны отдельно стоящих деревьев.

Что касается лесных крыс, то следует отметить, что мы непосредственно не наблюдали случаев питания этих животных плодами вышеперечисленных деревьев.Однако, по косвенным признакам, можно судить, что часть погрызов орехов диптерокарпов принадлежит крысам. В эксперименте по закладыванию плодов диптерокарпа в ловушки (сетчатые живоловки) было установлено, что крупные крысы из рода *Berylmys* могут питаться ими.

Важное наблюдение провел в 2001 г. Г.В. Кузнецов. По его личному сообщению опавшими орехами диптерокарпусов активно питаются фазаны (*Polyplectron* sp.) — мощным клювом птицы отщипывают фрагменты оболочки плода и постепенно добираются до эндосперма.

Белки и крысы также питаются плодами и семенами следующих растений: *Baccaurea sapida* (Euphorbiaceae), *Barringtonia cochinchinensis* (Lecythidaceae), *Dacryodes rostrata* (Burseraceae), *Dillenia pentagyna* (Dilleniaceae), *Diospyros maritima* (Ebenaceae), *Elaeocarpus darlacensis* (Elaeocarpaceae), *Garcinia ferrea* (Clusiaceae), *Gonocaryum subrostratum* (Icacinaceae), *Knema cinirea, K. linifolia* (Myristicaceae), *Lithocarpus* sp. (Fagaceae), *Litsea* sp. (Lauraceae), *Parkia dongnaiense* (Fabaceae), *Phoebe cuneata* (*Lauraceae*), *Pterospermum grandiflorum* (Sterculiaceae), *Sandoricum koetjape* (Meliaceae), *Scaphium lychnophorum* (Sterculiaceae*), Shorea cochinchinensis* (Dipterocarpaceae), *Sterculia alata* (Sterculiaceae), *Suregada multiflora* (Euphorbiaceae), *Syzygium* spp. (Myrtaceae), *Tarrietia javanica* (Sterculiaceae), *Xerospermum microcarpum* (Sapindaceae).

Продолжительность жизни у древесных пород разная. Деревья верхнего подъяруса (*Dipterocarpus dyeri*), по нашим косвенным оценкам, живут 400–600 лет. Древесные породы второго подъяруса, такие как *Irvingia malayana, Mangifera cochinchinensis, Shorea* spp., *Hopea* spp., *Sindora cochinchinensis, Lagerstroemia dupperreana, Xerospermum microcarpus, Tarrietia javanica* и некоторые другие — срок их жизни приблизительно 200–300 лет. Деревья нижних двух подъярусов имеют продолжительность жизни 50–100 лет. Безусловно, все эти цифры приблизительны, однако они основаны на многочисленных собственных наблюдениях, сравнении и сопоставлении максимальных параметров разных пород деревьев, скорости роста и развития самосева и подроста.

Пальмы в равнинных диптерокарповых лесах встречаются в большинстве биотопов. Одни виды обычны на плакорных участках, другие — отмечены только в заливаемых понижениях с торфянистым горизонтом. Среди пальм присутствуют различные жизненные формы, но большинство — деревья нижних подъярусов. Разнообразие пальм ограничивается следующими семью родами: *Calamus, Daemonorops, Didymosperma, Licuala, Livistona, Korthalsia, Pinanga.* Во всех родах, за исключением *Calamus,* по одному или по два вида. Род *Calamus* представлен четырьмя (возможно 6–7) трудно идентифицируемыми видами лазающих растений — ротанговыми пальмами.

В диптерокарповых лесах пальма *Licuala* cf. *paludosa* Griff. —фоновое растение влажных биотопов (долины лесных рек, заливаемые депрессии), но встречается и на плакорных участках; *Livistona saribus* (Lour.) Merr ex Cheval. отмечена единично и только на заливаемых участках с торфянистым горизонтом на глеевых почвах. Пальмы хорошо возобновляются семенами, которые, в свою очередь, разносятся птицами и водой.

3.4.2. Лианы

Равнинный диптерокарповый лес массива Ма Да имеет исключительно богатый видовой состав лиан, здесь встречается приблизительно 90–100 видов из 76 родов. Лианы с одревесневающим и неодревесневающим стеблем-стволом представлены растениями, в основном, из следующих 34-х семейств: Ancistrocladaceae, Annonaceae, Apocynaceae, Araceae, Asclepiadaceae, Celastraceae, Combretaceae, Connaraceae, Convolvulaceae, Cucurbitaceae, Dilleniaceae, Euphorbiaceae, Hippocrateaceae, Fabaceae, Flagellariaceae, Gnetaceae, Lardizabalaceae, Loganiaceae, Malpighiaceae, Menispermaceae, Moraceae, Oleaceae, Arecaceae, Rhamnaceae, Rutaceae, Schizeaceae, Simaroubaceae, Smilacaceae, Thymelaeaceae, Tiliaceae, Verbenaceae, Vitaceae. Во время влажного сезона появляется множество травянистых лиан, которые затем отмирают с началом сухого сезона. Это растения из семейств Convolvulaceae, Cucurbitaceae, Dioscoreaceae, Passifloraceae, Verbena-

ceae, Vitaceae. Наиболее разнообразны лианы из семейств Annonaceae, Apocynaceae, Connaraceae, Dioscoreaceae, Fabaceae, Loganiaceae, Menispermaceae, Oleaceae, Arecaceae, Smilacaceae, Verbenaceae, Vitaceae (Кузнецов, 1997).

Предельные высоты для большинства лиан — 25–35 (40) метров. Многие виды лиан уже при диаметре стебля 5 см достигают крон деревьев высотой 20–25 м (для сравнения — подрост деревьев верхнего подъяруса при диаметре 5 см имеет высоту 6–7 м). Активно ветвиться лианы начинают добравшись до уровня с высоким солнечным освещением. Используя разнообразные приспособления, лианы стремятся вынести крону на уровень верхних древесных подъярусов. Для закрепления на опоре в большинстве случаев используется обвивание (обхватывание) ее побегом с дополнительной фиксацией при помощи усов (у *Ampelopsis cantoniensis* Planch., *Parthenocissus cuspidifera* Planch., *Tetrastigma harmandii* Planch. in DC. (Vitaceae), колючек или шипов (у представителей сем. Fabaceae, Rhamnaceae, Simaroubaceae, Verbenaceae), петель на побегах (у *Artabotrys fragrans* Ast., *Uvaria* spp. (Annonaceae), кольцевых утолщений на стебле (у видов рода *Strychnos* из сем. Loganiaceae). Удерживанию на опоре также способствует сильно выраженная волнистость стебля (*Bauhinia harmandiana* Pierre in Gagn.) или перфорированность (как у *Lasiobema cardinale* (Gagn.) de Wit.), уплощенный стебель которой имеет сквозные отверстия), продольные гребневидные выросты (высотой до 1 см) из мягкой пробковой ткани (у видов сем. Apocynaceae, Combretaceae, Connaraceae, Menispermaceae), сильно уплощенные, ремневидные стебли (*Tetrastigma* spp.). В поисках опоры стебли многих видов лиан из сем. Fabaceae, Gnetaceae, Verbenaceae и Vitaceae способны стелиться по поверхности почвы на протяжении 10–15 м, укореняясь при помощи придаточных корней. После достижения лианами крон деревьев верхних подъярусов начинается наращивание собственной кроны лианы. Площадь кронового пространства, занимаемого одной лианой может достигать 400–600 м^2. Кроны неплотные, часто наблюдается взаимопроникновение крон разных лиан.

Максимальные диаметры стеблей лиан, отмеченные нами, следующие: *Bauhinia harmandiana, Entada phaseoloides* (L.) Merr. (Fabaceae) — 36 см, *Acacia* cf. *pinnata* Willd. (Fabaceae) — 34 см, *Gnetum latifolium* Blume (Gnetaceae) — 34 см, *Ancistrocladus cochinchinensis* Gagn. (Ancistrocladaceae) —30 см. У других видов лиан стволы не превышали в диаметре 20 см. По всей видимости, крупные старые лианы встречаются единично и приурочены к наиболее долгоживущим деревьям.

Время цветения для большинства лиан — конец влажного — начало сухого сезона. Пик цветения приходится на ноябрь-декабрь, когда зацветают лианы из сем. Apocynaceae, Asclepiadaceae, Fabaceae (Caesalpinioideae, Mimosoideae) и Verbenaceae. Некоторые лианы, в частности из сем. Annonaceae и Vitaceae цветут во время влажного сезона. У многих видов цветение растянуто на несколько месяцев, как например у представителей сем. Verbenaceae, у других — напротив, цветки держатся на соцветиях в течение нескольких часов и раскрываются, преимущественно, в темное время суток, например у *Tetracera loureiri* Craib (Dilleniaceae). Лианы в своем большинстве энтомофильны, насекомые активно посещают цветки видов из сем. Annonaceae, Apocynaceae, Asclepiadaceae, Combretaceae, Fabaceae, Simaroubaceae, Tiliaceae, Verbenaceae, Vitaceae. Ветроопыляемым видом лиан является представитель голосеменных *Gnetum latifolium* (Gnetaceae). Многие лианы образуют очень красивые цветки и соцветия, которые являются украшением тропического леса. Так на анноновых лианах раскрываются крупные, до 10–12 см в диаметре цветки с темно-красными восковыми лепестками. Кроны вербеновых лиан в период цветения покрываются пеной из светло-серых соцветий. Комбретум поражает крупными (до 30 см) сиреневыми соцветиями. Обладательницей же самых красивых цветков является, на наш взгляд, *Lasiobema cardinale* (из сем. Fabaceae) у которой в начале влажного сезона развиваются крупные (длиной до 30 см) соцветия с красно-бордовыми цветками.

Плодоношение отдельных фоновых лиан растянуто на несколько месяцев. Длительностью плодоношения выделяются виды из сем. Annonaceae, Combretaceae, Gnetaceae и Loganiaceae. Что же касается распространения лиан, то ветром разносятся плоды растений из сем. Ancistrocladaceae, Apocynaceae, Asclepiadaceae, Combretaceae, Fabaceae (*Pterolobium macropterum* Kurz), Rhamnaceae (*Ventilago calyculata* Tul.) и Verbenaceae; преимущественно птицами, млекопитающими и водой распространяются семена и плоды *Ampelopsis cantoniensis, Tetrastigma harmandii* (Vitaceae), *Artabotrys fragrans, Uvaria* sp. (Annonaceae), *Calamus* spp., *Korthalsia laciniosa* Mart. (Arecaceae)., *Croton caudatus* Geisel. (Euphorbiaceae), *Entada phaseoloides* (Fabaceae), *Fibraurea tinctoria* Lour. (Menispermaceae), *Flagellaria indica* L. (Flagellariaceae), *Gnetum latifolium* (Gnetaceae), *Smilax corbularia* (Smila-

сасеае), *Ziziphus hoaensis* Pierre (Rhamnaceae); семена лиан из сем. Connaraceae (*Connarus cochinchinensis* Pierre) растаскивают крупные муравьи, питающиеся их ариллусом. Семена лианы *Bauhinia harmandiana* (Fabaceae), в результате спирального скручивания створок бобов в момент их вскрытия по шву, разлетаются из бобов на расстояние до 15 м. Находясь на влажном субстрате в условиях высокой влажности воздуха, семена большинства лиан прорастают в течение нескольких дней. Лианы также хорошо размножаются вегетативным путем. При многократном укоренении стелящегося по поверхности почвы стебля, его части со временем становятся автономными.

Один из интересных примеров специализированного вегетативного размножения демонстрирует травянистая лиана влажного сезона *Dioscorea bulbifera* L. (Dioscoreaceae) — к концу периода вегетации (в октябре) на ее стебле в пазухах листьев образуются клубеньки коричневого цвета диаметром 10–20 мм, а когда стебель лианы отмирает, клубеньки оказываются на поверхности почвы и могут сохранять всхожесть в течение всего сухого сезона, прорастая в начале влажного — в июне). В тканях клубня содержатся сильные алкалоиды, видимо, поэтому животные не питаются клубнями.

Большинство лиан с одревесневающим стеблем листопадны. Значительная часть лиан сбрасывает листья в декабре-марте, некоторые виды — в апреле-мае, при этом полная смена листьев может происходить у одних видов за несколько дней, у других — постепенно. Листья лиан постоянно присутствуют в листовом опаде. Значительный вклад в формирование ежегодного листового опада вносят лианы из следующих семейств: Annonaceae (*Uvaria* spp., *Desmos* spp., *Artabotrys fragrans*), Ancistrocladaceae (*Ancistrocladus cochinchinensis*), Fabaceae (*Bauhinia harmandiana*), Gnetaceae (*Gnetum latifolium*), Menispermaceae (*Fibraurea tinctoria*), Rhamnaceae (*Ventilago calyculata*), Verbenaceae (*Congea vestita* Griff., *Sphenodesma pentandra* Jack.), Vitaceae (*Parthenocissus cuspidifera*). Все эти лианы имеют конкретные сроки листопада.

Листьями многих лиан в опаде питаются термиты, при этом наиболее предпочитаемыми для них являются плотные листья виноградных, анноновых, вербеновых и луносемянниковых лиан.

Лианы различаются между собой по стратегии развития и скорости роста молодых растений. Есть виды со скоростью удлинения стебля до 1–2 см в сутки (Apocynaceae, Asclepiadaceae). Следует подчеркнуть, что для большинства лиан характерно наличие этапа, когда растение выбрасывает гибкий тонкий безлистный побег длиной до 2 м, функция которого — поиск опоры и закрепление на ней. Проростки многих лиан легко выдерживают прямое солнечное освещение (за исключением *Gnetum latifolium*), укореняются и хорошо растут даже на смытых латеритных почвах. Типично лесные, но при этом «пионерные» виды, поселяющиеся на заброшенных дорогах, вырубках, в лесных окнах — лианы из семейств Ancistrocladaceae, Apocynaceae и Asclepiadaceae.

Для успешной фиксации на опоре тонкому побегу лианы важен диаметр опоры. Оптимальной, по нашим наблюдениям, является опора, диаметр которой в 2–3 раза превышает толщину стебля лианы. Используемые лианами различные приспособления для закрепления на опоре актуальны на определенном отрезке жизни. Так, на молодых побегах *Strichnos* sp. (Loganiaceae) формируются прочные шипы длиной 20–40 мм, в дальнейшем, при утолщении и одревеснении стебля, эти образования исчезают за ненадобностью (как выполнившие свою функцию). У комбретовых и кутровых лиан на побегах формируются продольные гребневидные, ломкие пробковые выросты, которые отсутствуют у взрослых растений. Некоторые лианы, преимущественно из сем. Moraceae, идут по пути развития обильных тонких воздушных корней-прилипал. Такие корни очень прочно прикрепляют стебель к коре дерева и столь многочисленны, что полностью скрывают под собой стебель лианы. С постепенным утолщением стебля корни отмирают, сохраняясь, однако, выше на стебле лианы (зона мигрирующих воздушных корней).

Под пологом леса, в условиях сильного затенения (0,4 % освещенности открытого места), сеянцы многих видов лиан сохраняются как бы в стадии пережидания, медленно развивая надземную и особенно подземную фитомассу — формируют глубокий центральный корень. У таких растений вертикальный и радиальный приросты стебля незначительны в течение нескольких лет. Подобная молодая лиана больше напоминает куст или небольшое дерево. Тем не менее, ряд анноновых и мотыльковых лиан (например, *Dalbergia multiflora* Heyne ex Wall.) способны плодоносить в таком состоянии. Первоначально при описании древостоя мы причисляли такие экземпляры к небольшим деревьям, с удивлением отмечая, что с началом влажного сезона у них появлялись очень длинные побеги. Побег выбрасывался вертикально вверх, удлинялся чрезвычайно быстро, вытягиваясь за сутки на 20–30 см. При достижении длины 80–120 см его рост приостанавливался, побег начинал совершать круговые движения

(по часовой стрелке) в поисках опоры. Если таковой не находилось, то вершина побега через несколько недель подсыхала, и лиана продолжала имитировать не свойственную ей жизненную форму. Обычны лианы, которые могут продолжительное время развиваться без опоры, при этом они выглядят вполне благополучными — цветут и плодоносят. Такие экземпляры имеют укороченный изогнутый ствол и компактную крону.

У многих лиан, достигших высоты второго подъяруса, от главного стебля, часто на небольшом удалении от места его укоренения «вдруг» начинает отходить в строго вертикальном положении мощный необлиственный побег (или с единичными мелкими листьями). Такие побеги имеют диаметр 10–15 мм, в редких случаях 20 мм и могут вытягиваться до высоты 2–3 м, после чего побег начинает наклоняться в стороны, в надежде найти опору.

Ротанговым пальмам-лианам из родов *Calamus* и *Korthalsia*, использующим для поднятия в кроны специальные растяжки (представляющие собой продолжение рахеса листа), обильно усаженные двумя рядами супротивных крючковатых колючек и лишенные листочков, необходимы густые или сомкнутые нижние подъярусы. По-видимому, ротанговые лианы имеют неограниченную возможность удлинения стебля. Длина стеблей этих лиан, отмеченная нами, составляла 70 м. На всем протяжении стебель лианы не изменял своего первоначального диаметра.

При повреждении (обрыве) стебля в результате падения или рубки крупных деревьев лианы не погибают и могут образовывать обильную и быстрорастущую поросль, — примером этого являются *Bauhinia harmandiana* (Fabaceae), *Grewia astropetala* Pierre (Tiliaceae), *Jasminum anodontum* Gagn. (Oleaceae), *Strichnos laurina* Wall. (Loganiaceae) и другие. Остовы мощных лиан выпускают несколько крупных побегов, которые удлиняются за сутки на несколько сантиметров. При этом лианы развивают как прямостоячие побеги, так и стелящиеся. Такая стратегия комплексного освоения лесного пространства позволяет им быстрее находить опору. В лесных «окнах» многие лианы в качестве опоры используют ветви упавшего дерева, стелятся по его стволу, поэтапно добираясь до более высоких опор — стволов соседних деревьев или стеблей других лиан. Часто одна лиана как опору использует стебель другой лианы, после чего, преодолев несколько метров лесного пространства, переходит на ствол соседнего дерева и внедряется в его крону. В результате возникают самые причудливые сочетания и переплетения стеблей лиан.

На частично разрушенных, сильно осветленных участках, с которых человеком изъяты деревья верхних подъярусов, древесные лианы начинают играть важную средообразующую роль. Порослевые побеги лиан, поврежденных при рубках, очень быстро осваивают кроны оставшихся невысоких деревьев с последующим увеличением собственной кроны и взаимопроникновением в кроны других деревьев и лиан, что еще больше увеличивает затенение почвы. Это очень важный момент в жизни лесного сообщества. Формирующийся плотный полог или образно говоря, «одеяло» из крон различных видов лиан, — в первую очередь бобовых (*Bauhinia harmandiana*) и виноградных (*Parthenocissus cuspidifera*) — угнетает развитие сохранившегося самосева и подроста деревьев. Освещенность почвы в полдень под таким покровом не превышает 150 lx, что составляет всего 0,1% от освещенности открытого места.

Корневые системы у лиан формируются по типу древесных пород (см. раздел 3.5.). Отметим, что массовое цветение большинства видов лиан в начале или середине сухого сезона, по нашему мнению, является подтверждением наличия глубоко уходящих корней, способных достигать водоносных глинистых почвенных слоев. Многие лианы способны во время влажного сезона образовывать воздушные корни, длина таких корней у разных видов варьирует от нескольких сантиметров до 3 метров, а диаметр не превышает 2–3 мм. По окраске преобладают корни желтого, коричневого и красного цветов. В диптерокарповом лесу Ма Да воздушные корни формируются у следующих лиан: *Alleanthus kurzii* Hook.f. (Moraceae) — корни длиной до 1 м, желтого цвета; *Ampelopsis cantoniensis* (Vitaceae) — до 3 м, красного цвета; *Dalbergia multiflora* (Fabaceae) — до 50 см, коричневого цвета; *Abrus mollis* Hance (Fabaceae) — густая бахрома корней желтого или коричневого длиной цвета до 40 см; *Ventilago calyculata* (Rhamnaceae) — корни до 50 см длиной, желтого цвета. Представители обширного семейства анноновых лиан, распространенных в большинстве лесных районов Вьетнама, не формируют воздушных корней, из бобовых лиан лишь немногие на время влажного сезона украшают себя воздушными корнями. Предположительно, образование или не образование воздушных корней может определяться толщиной или плотностью коры. Наличие воздушных корней представляет собой надежный признак при полевой идентификации лиан, наряду с цветом, рельефом поверхности и формой стебля. С началом сухого сезона воздуш-

ные корни отмирают, от них могут сохраняться «пеньки» длиной 3–5 мм.

Продолжительность жизни лиан, по нашим наблюдениям, проведенным в разных лесах Вьетнама, находится в пределах 200 лет. Со временем в мощных стеблях старых лиан могут образовываться пустоты протяженностью до 5 м. Плодовые тела дереворазрушающих грибов на лианах нами не отмечены. Стебли лиан часто повреждаются при падении крупных веток, пережимаются стволами упавших деревьев.

Видовое разнообразие лиан в равнинном диптерокарповом лесу значительно богаче, нежели в других лесах Вьетнама. Это связано, по нашему мнению, не только со спецификой эдафических, гидрологических, климатических и микроклиматических условий, но и в значительной степени определяется сложной пространственной организацией древостоя (до 5 подъярусов в древесном ярусе), а именно — с заполненностью лесного пространства на всех высотных уровнях кронами деревьев, что определяет широкий выбор различных опор: веток, стеблей и стволов. Для большинства лиан важна заполненость пространства между самым нижним и расположенным над ним подъярусами. Только в таких условиях может быть использован весь спектр приспособлений лиан для их проникновения в кроны деревьев верхних подъярусов. Низкая освещенность поверхности почвы (0,1–0,4 % от полной освещенности) исключает проросткам лиан конкуренцию со стороны трав.

Стебли лиан осваивают эпифиты и полуэпифиты. Эпифиты используют как сам стебель лианы, так и участки контакта лианы с опорой, будь то взаимное переплетение нескольких лиан или обвивание лианой ствола дерева. На лианах поселяются преимущественно корзиночные папоротники и орхидные. Стебли лиан используются животными (белками, обезьянами, тупайями, птицами, ящерицами и змеями) в качестве путей для перемещения в лесном пологе. Плодами лиан из сем. Annonaceae, Flagellariaceae, Gnetaceae, Loganiaceae, Menispermaceae, Arecaceae, Vitaceae питаются птицы и млекопитающие. Лианы могут препятствовать падению некрупных отмерших деревьев (диаметром до 20 см). Стебли лиан, стелящиеся по поверхности почвы, являются барьером для поверхностного перемещения воды, листового опада и почвенных частиц.

Наличие определенного видового набора мощных долго живущих древесных лиан указывает, по нашему мнению, на первичность лесной формации.

3.4.3. Наземные травы

Наземные травы представлены следующими 36 семействами: Acanthaceae, Amaryllidaceae, Angiopteridaceae, Araceae, Aristolochiaceae, Asteraceae, Burmanniaceae, Commelinaceae, Convallariaceae, Costaceae, Cycadaceae, Cyperaceae, Dracaenaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Gesneriaceae, Gleicheniaceae, Hypoxidaceae, Lamiaceae, Leeaceae, Lindsaeaceae, Lamiaceae, Marantaceae, Melastomataceae, Orchidaceae, Pandanaceae, Poaceae (включая подсем. Bambusoideae), Phormiaceae, Pteridaceae, Rubiaceae, Scrophulariaceae, Selaginellaceae, Taccaceae, Urticaceae, Verbenaceae, Zingiberaceae. Разнообразие трав уступает таковому деревьев и лиан, — подобное соотношение является хрестоматийным для влажных тропических лесов со сложной структурой. В условиях сомкнутого полога и низкой освещенности подпологового пространства встречаются единичные экземпляры трав и значительные по площади монодоминантные пятна образует только папоротник *Taenitis blechnoides*. Представители сем. Zingiberaceae образуют плотный покров на хорошо освещенных плакорных участках. Рост и развитие травянистых растений под пологом леса протекают замедленно. При этом, травы быстро реагируют на появление в пологе «окон» и увеличение интенсивности освещенности даже в течение нескольких часов за счет формирования на поверхности почвы крупных (диаметром 2–3 м) солнечных пятен. На участках, где кроны смыкаются на высоте 3–4 м, освещенность падает до 120–150 lx, — здесь как правило, травы отсутствуют. В лесных «окнах» травы хорошо развиваются, но через несколько лет, по мере восстановления крон деревьев, они оказываются затененными и развитие растений постепенно замедляется.

Корни трав осваивают гумусовый горизонт и верхние слои латеритного горизонта, проникая до глубины 40–50 см. Растения очень чутко реагируют на дефицит почвенной влаги и во время сухого сезона многие из них пребывают в состоянии пережидания, а отдельные экземпляры погибают. С первыми интенсивными осадками внешний вид трав меняется, появляются новые листья и побеги. Сильная затененность подавляет развитие генеративных органов, поэтому цветут и плодоносят травы, как правило растущие в лесных «окнах» и в проекции крупных солнечных пятен. Так, *Globba violacea* и *Ophiorrhiza* sp. цвели при боковом освещении в 2000 lx в течение 2-х часов в день (с 9 до 11 часов). К низкой освещенности адаптированы виды рода *Selaginella*, для которых определяющими являются условия влажности, а так-

же папоротники *Taenitis blechnoides* и *Lindsaea javanensis.* Сроки цветения и плодоношения трав связаны с наличием доступной влаги и приходятся на период с мая по октябрь.

Состав трав меняется в зависимости от условий местообитания, мы выделяем следующие основные комплексы трав: подпологовые лесные травы, травы мелких лесных локальных понижений и лесных рек, травы заливаемых или переувлажненных открытых депрессий, пионерные травы. Видовой состав трав перечисленных местообитаний рассматриваются в Главах 6 и 8 , ниже приводим краткие сведения об отдельных видах растений.

Aglaonema fuпеит Sereb. (Araceae) — фоновый вид, встречающийся повсеместно, за исключением слабо дренированных (глеевых) почв понижений. Достигает высоты 0,7–1,2 м, диаметра стеблей в основании 10–15 мм. На вершине стебля — розетка из 2–4 сближенных листьев. Растет как группами, так и единично. Цветет в условиях хорошего освещения, но прямое солнечное освещение переносит плохо. Сроки цветения — май-июнь, плодоношения — июнь-июль. Хорошо возобновляется семенами.

Alocasia grata Prain ex Engl. & Krause (Araceae) — фоновое лесное растение высотой до 1,2 м. Предпочитает влажные места обитания со слабым дренажем, обычна по берегам и долинам лесных рек, на хорошо дренированных почвах растение выглядит угнетенным. При достаточном увлажнении выдерживает освещенность открытых лесных участков. Имеет поверхностное корневище, слабо погруженное в субстрат, корни заглубляются в почву на 20–30 см. Цветет в июне-августе, хорошо возобновляется семенами и вегетативно. Корневища часто повреждаются лесными грызунами.

Alpinia cf. *conchigera* Griff. (Zingiberaceae) — фоновый вид, при этом под пологом встречаются одиночные растения, в лесных окнах и на хорошо освещенных местах обычны куртины из 5–8 растений. Крупное корневищное растение, отдельные стебли удлиняются до 2–2,5 м. Цветет в июле, плодоносит в августе-сентябре. Соцветия прикорневые, головчатые; цветки розовато-белые, раскрываются постепенно, часто посещаются насекомыми (чешуекрылыми сем. Толстоголовки — Hesperiidae). Плод — коробочка красного цвета с мягкими шиповидными выростами, семена черного цвета, призматической формы, размером 2 × 3 мм. Плодоношение ежегодное, плоды поедаются мелкими млекопитающими. Размножается семенами и вегетативно. Корневая система глубокая — корни проникают до 60 см.

Amorphophallus sp. (Araceae) предпочитает хорошо дренированные почвы, встречается редко. Клубни диаметром 7–8 см, развиваются на глубине 1–2 см от поверхности, при избыточном увлажнении загнивают. Лист появляется в начале влажного сезона, после первых интенсивных осадков. Черешок листа вытягивается на высоту до 1,4 м (при его диаметре в основании 20–25 мм). Чаще растения имеют высоту 0,5–0,8 м. Ягодообразные округло-призматические по форме плоды собраны в соплодие — початок длиной 8–14 см. Цветущие экземпляры нами не были отмечены, плодоношение наблюдалось в конце июня. Плоды частично разносятся муравьями, а также, возможно, птицами. Возобновляется семенами, нередко встречается на разрушающихся куполах земляных гнезд термитов. Клубнями питаются лесные грызуны.

Curculigo cf. *annamitica* Gagn. (Hypoxidaceae) предпочитает хорошо освещаемые участки почвы в лесу, при низкой освещенности встречается единично, отсутствует на открытых местах. Хорошо переносит сухой сезон. В высоту достигает 0,5–0,7 м. Растет как группами, так и одиночно. Цветет и плодоносит в течение влажного сезона. На одном растении одновременно наблюдаются цветки и созревающие плоды. Хорошо возобновляется семенами. Семена разносятся дождевыми потоками и муравьями.

Dianella ensifolia DC. (Phormiaceae) — фоновое растение открытых, хорошо освещенных лесных участков, предпочитает края затопляемых понижений, под пологом не встречается. Достигает высоты 0,7–1,2 м (с цветоносами — 1,9–2,2 м). Цветки светло-желтые или белые, диаметром 10–14 мм, собраны на верхушке соцветия. Плоды ягодообразные диаметром 7–9 мм синего цвета. Цветет и плодоносит в течение влажного сезона. Хорошо возобновляется семенами.

Dracaena elliptica Thunb. (Dracaenaceae) — фоновый лесной вид, встречающийся повсеместно. Выдерживает временное переувлажнение почвы. Крупное растение, достигающее высоты 1,3–1,5 м. Соцветие верхушечное. Цветки светло-серые, диаметром 12–15 мм. Ягодообразный плод диаметром 10–15 мм темно-зеленого цвета. Цветет и плодоносит даже в условиях относительно низкой освещенности (400–700 lx) с небольшими интервалами в течение всего года. Листья часто с эпифиллами. Во время влажного сезона в нижней части стебля могут развиваться воздушные корни. Хорошо возобновляется семенами. Плоды поедают мелкие млекопитающие.

Globba violaceae Gagn. (Zingiberaceae) — фоновый вид, встречается в разных биотопах, но

предпочитает дренированные почвы. Обычен по обочинам дорог, на вырубках — преимущественно, у стенок леса. При слабой освещенности не цветет. По нашим наблюдениям, зацветали двухлетние растения, находящиеся в утренние часы в зоне солнечного пятна диаметром 2 м. Высота растений от 10 см до 80 см (чаще 40–60 см). Цветет и плодоносит с июня по октябрь. Соцветие верхушечное. Цветки оранжевые, не крупные, опыляются насекомыми, активно посещаются мелкими муравьями. Последние также разносят семена. Непосредственно на растении часто формируются бульбиферы (проростки) с хорошо развитым первичными корнями. Во время сухого сезона часть проростков погибает. Корни взрослых растений углубляются в почву до 40 см.

Hedyotis macrosephata (Pit.) Phamh. n. comb. (Rubiaceae) — фоновый вид на хорошо освещенных лесных участках, обычен на лесных дорогах, вырубках, занимает лесные «окна». Стебель мощный прямостоячий высотой 20–40 см; листья сидячие, почти горизонтальные, плотные. При низкой освещенности под пологом выглядит угнетенным, встречается единично. Корневая система компактная, радиусом 7–10 см. Требователен к почвам, предпочитая дренированные почвы с сохранившимся гумусовым горизонтом, отсутствует на смытых почвах. Не выдерживает длительного прямого солнечного освещения, на листьях появляются ожоги. Встречается преимущественно плотными группами (монодоминантными пятнами) площадью в нескольких десятков квадратных метров. Подобные ассоциации, по нашему мнению, предохраняют почву открытых участков от разрушения ливнями во время влажного сезона. Цветет и плодоносит в течение мая-сентября, цветки белые, мелкие (2–3 мм в диаметре), собранные в плотные пазушные соцветия. Хорошо возобновляется семенами. Предположительно, семена сохраняют всхожесть в течение сухого сезона. После прорастания семян за 2–3 месяца формируется растение, способное плодоносить. Во время сухого сезона некоторые растения засыхают. Не выдерживает конкуренции с пионерными травами.

Lasia spinosa (L.) Thw. (Araceae) — фоновое растение влажных местообитаний, обитает по берегам лесных рек и в затапливаемых понижениях. Корневище длиной 20–30 см, диаметром 17–20 мм развивается в поверхностном слое почвы. Растение достигает высоты 0,8–1,1 м. Черешок листа с многочисленными колючками длиной до 2 мм. Цветущие экземпляры не обнаружены. Хорошо возобновляется вегетативно.

Leea rubra Bl. (Leeaceae) — фоновый вид, при этом под пологом встречаются единичные растения. Быстро реагирует на увеличение освещенности в «окнах». Растение крупное — высотой до 2,5 м, диаметр стебля 2–2,5 см. Часто встречается вместе с Zingiberaceae, выдерживает непродолжительное прямое освещение. Хорошо размножается семенами, цветет только в лесных окнах в сроки с мая по сентябрь.

Ophiorrhiza sp. (Rubiaceae) — фоновый лесной вид, встречается повсеместно на дренированных почвах. При слабой освещенности не цветет, однако быстро реагирует на появление даже небольших солнечных пятен. Растение выдерживает прямое солнечное освещение. Предпочитает лесные «окна», обочины дорог и освещенные склоны термитников. Под густым лесным пологом имеет высоту 12–15 см и стелящийся стебель, на хорошо освещенных участках — до 30 см, стебель прямостоячий. Во влажном сезоне на стебле образуются воздушные корни. Цветет и плодоносит в июле-августе. Цветки белые, мелкие — 3–5 мм в диаметре, собраны в верхушечные соцветия. Соплодия со зрелыми семенами во время сильных дождей обламываются, падают на поверхность почвы или зависают на растении. Мелкие семена высыпаются из коробочек, разносятся дождевыми потоками. На склонах термитников часто образуются разновозрастные группы растений. Данный вид по обочинам дорог и на вырубках вытеснятся другими видами лесных трав.

Peliosanthes cf. *serrulata* Rodr. (Convallariaceae) — фоновое растение под пологом леса. Хорошо переносит затенение, но цветет только в солнечных пятнах. Цветки мелкие (до 6 мм в диаметре), беловато-синие. Цветение и плодоношение отмечено в течение всего влажного сезона. Хорошо возобновляется семенами.

Pseudodracontium harmandii Engl. (Araceae) — встречается редко, на дренированных почвах с хорошо развитым гумусовым горизонтом. Растет единично и группами, отдельные экземпляры достигают в высоту 1,4 м, высота цветоноса 1,2 м. Клубень вытянутый, длиной 12–15 см, диаметром 3–5 см. Цветет и плодоносит в июне-августе, хорошо возобновляется семенами. Разносу семян способствуют муравьи. Лист отмирает в конце сентября-октябре.

Taenitis blechnoides (Willd.) Sw. (Lindsaeaceae) — фоновое подпологовое растение высотой 0,5–0,7 м. Встречается повсеместно, за исключением слабо дренированных почв, не выдерживает затопления, даже временного. На листьях растений, растущих на открытых лесных участках («окна»,

обочины дорог) при многочасовом прямом солнечном освещении, появляются ожоги. Хорошо чувствует себя при рассеянном освещении или в небольших солнечных пятнах. Часто образует значительные по площади монодоминантные пятна. Возобновляется, в основном, вегетативно. Спорангии образуются в июне-июле.

Thottea tomentosa (Bl.) Dinghou (Aristolochiaceae) — фоновое подпологовое растение высотой 0,2–0,3 м, обитает только в равнинных лесах южного Вьетнама (за исключением территорий длительно затапливаемых понижений), вне пределов массива не отмечено. Размножается преимущественно вегетативно, не выдерживает прямого солнечного освещения. Иногда образует монодоминантные пятна диаметром 2–3 м.

3.4.4. Эпифиты и полуэпифиты

В высокоствольных влажных диптерокарповых лесах на протяжении почти 50-ти метров пространства, заполненного стволами, стеблями и кронами деревьев и лиан сформировался градиент освещенности и влажности воздуха. С продвижением от поверхности почвы вверх к кронам деревьев освещенность увеличивается, а влажность уменьшается. Амплитуда колебаний освещенности от 200–400 lx у поверхности почвы до 150 000 lx в кронах деревьев первого подъяруса. Влажность изменяется, соответственно, от 95–98 % до 75–80 %. Эпифитные сосудистые растения осваивают все лесное пространство, от основания стволов деревьев до веток крон на высоте 45–50 м. Лишайники предпочитают кроны деревьев верхней части лесного полога. Многие растения встречаются в узких высотных границах лесного пространства, — по-видимому, очень чутко реагируя на колебания влажности и/или освещенности.

Эпифитные растения диптерокарпового леса принадлежат к следующим 9-ти семействам: Asclepiadaceae, Aspleniaceae, Davalliaceae, Gesneriaceae, Lycopodiaceae, Orchidaceae, Polypodiaceae, Vittariaceae, Zingiberaceae. Разнообразие видов эпифитов невелико по сравнению с предгорными и многими горными лесами Вьетнама. Очевидно, что сказывается полугодовой малодождный сезон. Среди эпифитных растений, постоянно присутствующих в поле зрения наблюдателя, можно выделить два папоротника. Это *Drynaria quercifolia* (L.) J.Smith, обитающая на стволах и в кронах деревьев в интервале высот от 14 до 35 (40) м, и *Colysis* sp., предпочитающий стволы деревьев нижнего подъяруса, — выше 1,5 м это растение не поднимается.

Проведенные наблюдения позволяют выдвинуть предположение о том, что определенные виды деревьев и лиан являются более привлекательными для поселения эпифитов, нежели другие. Первые включают *Irvingia malayana, Dipterocarpus dyeri, D. turbinatus, Shorea* spp., *Elaeocarpus darlacensis, Sindora cochinchinensis, Mangifera cochinchinensis, Ficus* spp. и *Barringtonia cochinchinensis,* лианы — *Ancistrocladus cochinchinensis, Abrus mollis, Gnetum latifolium, Bauhinia harmandiana.* Мы не зафиксировали присутствие эпифитов на стволах и в кронах фоновой древесной породы — *Buchanania lucida*, на каких-то древесных породах эпифиты встречались единично.

При «выборе» эпифитом и полуэпифитом места для поселения определяющее значение имеют сочетание оптимума влажности и освещенности, особенности поверхности ствола и веток (плотность, пористость коры, ее рельеф и пр.), а также, по-видимому, химизм субстрата. На излюбленных для поселения деревьях часто образуются мощные скопления эпифитных и полуэпифитных растений. Нередко, в результате одновременного поселения на верхней части скелетной ветки растений *Raphidophora*, *Davallia*, *Nephrolepis*, *Pholidota* (и иногда *Asplenium*), и *Drynaria*, охватывающей ветку снизу, — таковая оказывается в чехле из растений.

Важно заметить, что в меньшей степени эпифиты заселяют деревья с тонкой гладкой плотной корой, со стволами, не имеющими борозд и трещин, в которых могли бы задерживаться (и прорастать) семена. Хорошо освещенные стволы и ветви деревьев верхних уровней лесного полога первыми облюбовывают лишайники, а затем уже и орхидеи, некрупные по размерам. Сложная пространственная конфигурация столонов лишайников, по-видимому, благоприятствует закреплению пылевидных семян орхидей, переносимых ветром.

Эпифиты охотно поселяются на различных выростах и в углублениях стволов, в местах контакта стеблей лиан со стволами деревьев, среди корней полуэпифитов. Кроме того, некоторые эпифиты поселяются на поверхности ходов-тоннелей муравьев, которые насекомые сооружают на стволах многих деревьев. Мелкие муравьи, живущие в шарообразных гнездах в кронах, прокладывают по стволам деревьев вниз к поверхности почвы крытые тоннели протяженностью в несколько метров (иногда в десятки метров) и шириной 12–16 мм. Кровля такого сооружения состоит из волокон отмершей древесины, склеенных слюнными выделениями насекомых. Дож-

ди не размывают тоннели, в то время как влажный «древесностружечный» материал представляет собой субстрат, пригодный для прорастания спор папоротников и семян орхидных. Так, мы неоднократно находили поселившиеся таким образом растения *Drynaria quercifolia*, *Asplenium nidus* L., *Anthrophyum* cf. *coriacium* (Don.) Wall. и *Cymbidium* cf. *deliciosum*. Гнезда мелких муравьев являются обычными в кронах, а тоннели, соответственно, на стволах деревьев.

Под тяжестью эпифитного (и полуэпифитного) населения скелетные ветки деревьев нередко обламываются. Это в большей степени касается долго живущих деревьев с мощными горизонтальными ветвями: представители родов *Irvingia*, *Ficus*, *Dipterocarpus* и *Shorea*. Оказавшиеся на поверхности почвы эпифиты верхних уровней древостоя погибают через 2–3 года.

Среди эпифитов, в зависимости от высоты поселения, мы выделяем группу растений, занимающих нижний уровень подкронового пространства, эпифиты крон деревьев, доминирующих по высоте, и наиболее многочисленную группу растений средней части лесного полога.

Эпифиты первой группы предпочитают условия с наименьшими суточными колебаниями температуры и влажности и с низким уровнем освещенности. Высота зоны ограничена, в основном, тремя-четырьмя метрами В эту группу входят следующие растения: *Asplenium nidus* (Aspleniaceae), *Colysis* sp. (Polypodiaceae), *Antrophyum* cf. *coriacium* (Vittariaceae), *Kingidium deliciosus*, *Pholidota imbricata* (Orchidaceae), — все они являются фоновыми. *Asplenium nidus* и *Pholidota imbricata* могут «подниматься» по стволам до 6–8 м.

Представитель названной группы растений *Asplenium nidus* — крупный папоротник, — селится на стволах деревьев и в углах веток деревьев нижних подъярусов, на стеблях крупных лиан и в переплетениях мелких, часто встречается на досковидных корнях деревьев. Развивает вайи длиной до 120 см. В воронке из вай накапливаются опавшие листья деревьев и лиан. Папоротник *Colysis* sp. селится, как правило, на тонких стволах (диаметром 1–3 см). Орхидея *Kingidium deliciosus* «выбирает» стебли крупных лиан с мягкой продольно трещиноватой корой. Папоротник *Antrophyum* cf. *coriacium* предпочитает наклоненные стволы деревьев (поселяясь на нижней их стороне), а также сооружаемые муравьями тоннели.

Обширную группу эпифитов средней части лесного пространства составляют растения, предпочитающие интервал высот от 5–7 м до 25–30 (35) м. Это: *Agrostophyllum planicayle* (Lindl.) Reichb.f., *Cymbidium* cf. *deliciosum*, *Pholidota* cf. *articulata* Lindl., *Trichotosia* cf. *pulvinata* (Lindl.) Kraenzl. — в кронах над руслами лесных рек, *Bulbophyllum macranthum* Lindl., *Oberonia* sp., *Gastrochilus* sp., *Staurochilus fasciatum* (Reichb.f.) Ridl., *Flickengeria* sp., *Coelogyne* cf. *trinervis*, *Cleisostoma* sp., *Luisia* sp. (Orchidaceae), *Lycopodium* cf. *carinatum* Desv. (Lycopodiaceae), *Nephrolepis biserrata* (Sw.) Schott, *Davallia* sp. (Davalliaceae), *Platycerium grande* (Fee) Smith., *Pyrrosia flocculosa* (Christ) Ching., *Drynaria quercifolia*, *D. rigidula* (Sw.) Bedd. (Polypodiaceae), *Hoya oblongacutifolia* Cost., *Dischidia pseudobenghalensis* Cost. (Asclepiadaceae), *Hedychium bousigonianum* Pierre ex Gagn. (Zingiberaceae), *Aeschynanthus* sp. (Gesneriaceae).

По частоте встречаемости в этой группе доминирует крупный эпифитный папоротник — *Drynaria quercifolia*, который поселяется в кронах деревьев верхних и средних подъярусов и, как было уже сказано, только с нижней стороны веток (где задерживается стекающая дождевая вода). Диаметр веток должен быть не менее 10 см. В процессе роста папоротник охватывает кроющими вайями почти всю ветку, оставляя незанятой только ее верхнюю часть. В плотных чашевидно изогнутых кроющих вайях *D. quercifolia* (диаметр которых до 10–16 см) после дождя в течение нескольких дней сохраняется вода.

Особого внимания заслуживает *Platycerium grande* — самый крупный и долгоживущий эпифитный папоротник лесов южного Вьетнама. Наибольшая высотная отметка, на которой нами был отмечен экземпляр данного вида — 42 м, наименьшая — 7 м. Последние случаи единичны и связаны с условиями, где стволы деревьев хорошо освещаются солнцем, например на краю крупной саванно-подобной депрессии на стволе *Shorea* в углу нижней ветки на высоте 7 м. В кроне одного дерева *Dipterocarpus dyeri* может находиться до 4 крупных экземпляров папоротника, каждый объемом 0,5–0,7 м^3 и весом (во влажном сезоне) до 200 кг (отдельные экземпляры до 400 кг). По месту расположения папоротника в кроне дерева можно с высокой степенью вероятности прогнозировать дальнейшее существование его и опоры в перспективе на нескольких лет. Если папоротник поселился на стволе над крупной скелетной ветвью, он будет жить долго и достигнет своих предельных размеров прежде чем упадет; если на боковой поверхности ветви, то срок его благополучия значительно короче. С годами возрастает вероятность излома ветви в связи с увеличивающейся массой квартиранта, особенно на период влажного сезона. На упавшем

эпифите поселяются травы, внутрь корзинки проникают корни деревьев и лиан, ее размеры постепенно уменьшаются. Так, упавший в 1991 году крупный экземпляр *Platycerium* (растительная масса на поверхности почвы имела высоту 40 см и диаметр 90 см) сократился в объеме к 1995 году на 70–80 % и почти исчез (остался едва заметный холмик) к 1999 году, то есть за 8–9 лет. Обычно случаи падения папоротников приходятся на начало влажного сезона, когда ливневые осадки сопровождаются сильным ветром. Крупные папоротники увлекает за собой скелетные ветки, что производит значительные разрушения в лесном пологе. Кроны расположенных ниже деревьев не в состоянии задержать падение таких папоротников, поэтому вслед за эпифитом падают ветки разных деревьев. Корзинка папоротника *P. grande* в кроне дерева представляет собой удобный субстрат для поселения многих видов беспозвоночных, в частности различных видов муравьев (Сергеева, Холопова, 1989; Сергеева, Второва, 1997). Заметим также, что феномену «подвешенных почв» посвящена обширная литература, к которой заинтересованный читатель может обратиться. Среди отмерших внутренних листьев только что упавших папоротников мы неоднократно отмечали многочисленных мелких муравьев.

В верхней части крон деревьев второго подъяруса встречается *Hoya oblonacutifolia.* Из орхидей обычны *Cymbidium* cf. *deliciosum* и *Agrostochyllum planicaule*, селящиеся на стволах деревьев (и в развилках стволов) до высоты 20 м. При этом *Cymbidium* — крупное долгоживущее растение. Эпифитный плаун *Lycopodium* cf. *carinatum* крепится к скелетным ветвям (с нижней их строны) и свободно свисает вниз, — растение обычное, но не фоновое.

В интервале от 5–6 м до 10–12 м обычен *Aeschynanthus* sp. — заметим, что все найденные растения были приурочены к углублениям стволов деревьев и дуплам. В кронах деревьев на высоте от 8 до 15 м (в лесных окнах — до 6–7 м) часто наблюдается *Dischidia pseudobenghalensis.* Крупный эпифит *Hedychium bousigonianum* (Zingiberaceae), имеющий многочисленные стебли длиной до 80 см, диаметром 15–18 мм, поселяется в развилках ствола, в основании крупных скелетных ветвей деревьев второго-третьего подъярусов, часто вместе с *Raphidophora* sp., *Cymbidium* cf. *deliciosum* или *Nephrolepis biserrata.*

Эпифиты крон деревьев, доминирующих по высоте (нижняя граница зоны 30–35 м), представлены различными видами лишайников, а также следующими растениями: *Trichotosia dasyphylla* (Par. et Reichb.f.) Kraenzf., *Dendrobium crenatum* Lindl., *Dendrobium* sp., *Lusia* sp., *Cleisostoma* sp., *Oberonia* sp. (Orchidaceae), *Dischidia hirsuta* (Bl.) Decne, *D. rafflesiana* Wall., *D. collyris* Wall. (Asclepiadaceae), *Platycerium grande* (Polypodiaceae); на нижних ветках — *Drynaria quercifolia.* Растения этой группы осваивают стволы и ветки *Dipterocarpus dyeri*, *D. turbinatus*, *D. kerrii*, *Shorea cochinchinensis*, *Mangifera cochinchinensis.* Очевидно, что в кронах высоких деревьев складываются особые климатические условия: мощная инсоляция, ветер, сильный нагрев поверхности субстрата, перепады до 25°C дневных и ночных температур (против 10–14°C под пологом), пониженная влажность, интенсивные атмосферные осадки. Многие эпифиты имеют плотные листья, опушение и восковой слой, — благодаря чему внешне схожи с ксероморфными растениями.

Полуэпифиты в равнинных влажных лесах представлены семействами Araceae, Araliaceae, Cecropiaceae, Loganiaceae и Moraceae. Наиболее крупными полуэпифитами являются представители сем. Moraceae — *Ficus* spp., которые при благоприятном стечении ряда факторов могут, наравне с крупными деревьями, занять место в верхних подъярусах древостоя. Рассматривая вопрос о значении полуэпифитов для леса, мы полагаем, что их роль заключается в увеличении разнообразия микростаций для растений (эпифитов) и животных (насекомых, птиц, пресмыкающихся), а также в формировании лесных окон.

Все полуэпифиты с одревесневающим стеблем начинают свое существование как эпифитные растения. Это характерно для *Schefflera* sp. (Araliaceae), *Fagraea* sp. (Loganiaceae), *Poikilospermum suaveolens* (Bl.) Merr. (Cecropiaceae) и для *Ficus* spp. Полуэпифиты с неодревесневающим стеблем — *Raphidophora* spp. и *Epipremnum* sp. (Araceae) в течение первых лет ведут образ жизни наземных трав. Ниже остановимся на основных эпифитах диптерокарпового леса.

Raphidophora cf. *hongcongensis* Schott — крупное фоновое растение с неодресневающим стеблем и моноподиальным ростом; осваивает стволы деревьев (до высоты 25–30 м) и нижние ветки крон, при этом предпочитает следующие древесные породы: *Irvingia malayana*, *Dipterocarpus dyeri*, *Schorea cochinchinensis*, *Mangifera cochinchinensis*, *Elaeocarpus darlacensis.* Иногда отмечается на *Xerospermum microcarpus.* Нередко встречается на полуэпифитном *Ficus* sp. Семена *Raphidophora* прорастают на поверхности почвы, и часть жизни растение проводит как наземное, пока удлиняющийся стебель не наткнется на вертикальную опору. В случае удачного выбора растение крепится к коре ствола «хозяина» коротки-

ми корнями, плотно прикрывая их сверху листьями. Стебель у поднимающегося вверх по стволу полуэпифита утолщается и уплощается. С определенного момента помимо коротких (крепящих) корней от стебля начинают отходить корни, направленные вниз по стволу дерева к почве. Постепенно меняется форма листовых пластинок — в зоне с высокой освещенностью у растения появляются рассеченные листья. Крупные растения нередко развивают протяженные воздушные корни, спускающиеся с нижних веток кроны до почвы, где и укореняются. Такие корни имеют диаметр до 8 мм, они прочные, сверху покрыты слоем из пробки, при этом высота пробковых «ребер» достигает 15 мм. Иногда, в результате заноса семян в корзинки папоротника *Platycerium grande*, *Raphidophora* здесь начинает свое развитие, однако чаще крупные *Raphidophora* используют корзинки папоротников в качестве источника дополнительного питания. Растение цветет и плодоносит в начале влажного сезона.

Другое фоновое растение — *Poikilospermum suaveolens*, — как было уже сказано, имеет одревесневающий стебель и поселяется на стволах деревьев, в диапазоне от 6 до 20 м. Растение формирует крону радиусом до 2–2,5 м. Среди деревьев предпочтение отдает *Irvingia malayana*.

Полуэпифиты *Fagraea* sp. и *Schefflera* sp. отмечены в Ма Де единично, при этом *Fagraea* sp. представляли собой крупные растения, а единственный экземпляр *Schefflera* sp. (отмеченный на стволе *Shorea* sp. на высоте 7 м) имел скромные размеры. Предположительно, на территории лесного массива находится одна из южных точек ареала этих растений.

Полуэпифитный *Ficus* широко известен в литературе как фикус-душитель, иногда еще его называют паразитическим фикусом. Пожалуй нет ни одного обзорного труда, касающегося природы тропических лесов, в котором не приводились бы примеры с фикусами. Хрестоматийной стала и схема, иллюстрирующая этапы жизни фикуса-душителя, кочующая из одной книги в другую.

В изучаемом лесном массиве взрослые полуэпифитные фикусы достигают колоссальных размеров — высота их 45–55 м, при диаметре ствола (полого внутри) до 2 м и более. Параметры фикуса определяются как условиями произрастания, так и размерами дерева-хозяина (дерева-жертвы) и высотой поселения на нем.

Фикусы предпочитают влажные местообитания. Они обильно представлены в долинных заливаемых лесах и по берегам рек. Являясь обычными в равнинных влажных диптерокарповых лесах, фикусы не отмечены в сухих диптерокарповых лесах. В горных лесах они достигают наиболее крупных размеров на выровненных экранированных участках и отсутствуют на продуваемых склонах и хребтах. Для достижения максимальных размеров фикусу необходимо на этапе поселения и ранних стадиях развития сочетание следующих условий: постоянная высокая влажность воздуха, непродолжительный по времени сухой сезон, наличие в древостое деревьев, пригодных для поселения (желательно — долго живущих), плотные кроны, способствующие затенению. Избирательность в выборе дерева-хозяина, по нашим наблюдениям, отсутствует, процесс занятия места жительства носит случайных характер и определяется, по-видимому, птицами, питающимися плодами фикуса. При этом из огромного количества семян, рассеянных в кронах деревьев, лишь единицы получают право на жизнь. В лесном массиве Ма Да мы находили фикусы, закрепившиеся на деревьях на разном удалении от земли, начиная от 4 м (в небольшом углублении ствола) до 40 м. Преимущественно это высотный интервал от 12 м и 30 м.

В период плодоношения плодами фикусов питаются почти все лесные звери и птицы. Этот момент очень схож с таковым в лесах Сибири во время созревания орехов кедра (запечатленным на замечательной картине Митурича «Кедр»). Период созревания плодов и плодоношения у фикусов растянут. Многое зависит от видовых биологических особенностей фикусов, например от размера плодов (фиг). В массиве Ма Да фикусы плодоносят с марта по июль. Поскольку старые листья отчуждаются в декабре-январе, новые появляются в апреле-мае (у некоторых видов — в июне), соцветия формируются на безлистных побегах. Чем мельче плоды, тем на более тонких ветках они развиваются. Обычно диаметр фиг не менее 8 мм, плодоножка длиной 1–3 мм. Плодоношение обильное. Созревающие плоды плотно держатся на ветках, только самые спелые при встряхивании веток осыпаются. В ходе созревания плоды меняют окраску от темно-зеленой до ярко-желтой или красной. В период плодоношения кроны фикусов хорошо выделяются в лесном пологе ветками, лишенными листьев, но усыпанными яркими по окраске плодами.

О питании птиц плодами фикусов в массиве Ма Да подробно сказано в статьях В.Л. Трунова (1997) и М.В. Калякина (1997). Нам при рассмотрении вопросов расселения фикусов важно, что плодами кормятся как крупные птицы с большим радиусом полетов, так и мелкие, оседлые, живущие внутри лесного полога, в том числе в нижних лесных подъярусах. На поверхности почвы пло-

ды подбирают фазаны и банкивские куры. Плодоношение фикусов приходится на время гнездования и выкармливания птенцов большинства видов птиц. По наблюдениям М.В. Калякина, плоды фикуса являются главным пищевым ресурсом для выкармливания птенцов птицы-носорога. Среди зверей к плодам фикусов, находящимся в кроне проявляют интерес тупайи, летучие мыши, белки, обезьяны; упавшие плоды подбирают крысы, оленьки (яванский оленек), лесные свиньи, белки, обезьяны и виверры (личное сообщение В.Л. Трунова). Таким образом, имеется множество распространителей семян фикуса, ведущих разнообразный образ жизни.

С экскрементами птиц на соседние с фикусом деревья привносится огромное количество семян, распределение которых определяется кормовым поведением животных и скоростью их метаболизма. Верхние участки крон занимают голуби и попугаи, кроновое пространство деревьев верхних подъярусов — птицы-носороги и бородастики, кроны деревьев средних и нижних подъярусов — бюль-бюли; дупла и другие пустоты в стволах осваивают птицы-носороги, летучие мыши, тупайи, белки. К примеру, стая голубей, насытившись, перелетает с фикуса в крону соседнего дерева, если оно высокое и позволяет находится птицам на преобладающей высоте. Часть птиц может остаться в кроне фикуса. Голуби отдыхают 40–60 минут, после чего трапеза продолжается. В жаркие дневные часы активность птиц снижается. На дневной отдых птицы рассредоточиваются по кронам соседних деревьев. Перед наступлением сумерек — последняя плотная еда и отлет на ночевку. Ночевать голуби могут здесь же или переместившись на несколько сотен метров, чтобы утром заново приникнуть к еде.

Пик плодоношения фикусов приходится на конец апреля-май. Это время совпадает с первыми мощными ливневыми осадками и с появлением молодых листьев на ветках фикусов. Плоды частично сбиваются каплями дождя, семена вместе с экскрементами птиц смываются с веток, листьев. Возможность закрепиться на дереве определяется рельефом поверхности ствола дерева — важно не столько то, гладкая кора или шероховатая, сколько, имеются ли на стволе углубления и складки, гарантирующие семенам при прорастании высокую влажность, затенение и наличие некоторого количества растительной органики — грубого гумуса. Фикусы чаще всего «выбирают» площадки и углубления у основания и в развилках скелетных веток, где застаивается дождевая вода и задерживается растительный опад. Поселению фикусов на стволах деревьев способствуют и глубокие протяженные продольные борозды и складки, имеющиеся у многих деревьев, а также стебли лиан, охватывающие стволы деревьев. Таким образом, в многоярусном лесу, сложенном разнообразными древесными породами при участии значительного количества лиан образуются многочисленные и разнообразные варианты для поселения. При этом, в корзинках крупных эпифитных папоротников *Asplenium nidus* и *Platycerium grande* мы не находили проростков фикусов. Дупла и глубокие внутренние полости не подходят для прорастания семян из-за того, что здесь обычно слишком сухо.

После закрепления на дереве-хозяине, фикус на значительное количество лет становится эпифитом, — от поверхности почвы его отделяет протяженность ствола, исчисляемая метрами, а чаще — десятками метров.

Для дальнейшего успешного роста фикуса, развития его воздушных корней и достижения ими поверхности почвы важны влажность воздуха и то, насколько удалено растение от почвы. При поселении в кроне дерева на высоте 20 м фикус попадает в наиболее благоприятные микроклиматические условия, но при этом он значительно удален от почвы. В таком случае его существование в качестве эпифита продлится десятки лет. Фикус развивает несколько листьев, далее процесс нарастания листовой массы будет приостановлен. Новые листья появляются в количестве, необходимом для поддержания баланса корне-листовых отношений. Эпифит формирует тонкие радиально расходящиеся корни, одни из которых направлены вверх по стволу (самые короткие), вторые — перпендикулярно оси ствола, третьи — по стволу вниз. Последние станут самыми протяженными, их прирост составляет несколько сантиметров за влажный сезон.

Имеющиеся на стволе складки или борозды являются как бы направляющими в продвижении корней фикуса к почве. В углублениях ствола, где особенно с северной и северо-западной стороны поддерживается более высокая влажность поселяются водоросли и мелкие мхи, складываются наиболее благоприятные условия для роста корней фикуса. По мере развития интенсивно удлиняющихся в сторону почвы вертикальных корней, от них, на расстоянии от вершины лидирующего корня не менее, чем 3 м (до 6 м) ответвляются более мелкие, направленные поперек оси ствола, корни. Охватывая ствол дерева, эти корни одновременно охватывают и собственные вертикальные корни и стебли лиан. Если корням встречается какое-либо углубление на стволе с дождевой водой и растительным материалом, то здесь



Влажные местообитания — заросли ротанговой пальмы *Calamus* sp.



Древостой с доминированием *Lagerstroemia* sp. и *Hopea odorata*, высота стволов 35 м



Молодое дерево *Tarrietia javanica* диаметром 20 см с досковидными корнями



Досковидные корни и наплывы на стволе *Xerospermum microcarpum* высотой 20 м, диаметром 70 см



Лиана *Gnetum* sp.



Пальма *Pinanga* cf. *quadrijuga* — фоновый вид на дренированных и переувлажненных почвах



Syzygium tinctoria высотой 9 м, диаметром 26 см, в основании многочисленные досковидные корни

они начинают активно ветвиться. То же происходит и в «карманах» досковидных корней. Вертикальные корни как бы стелятся по поверхности ствола дерева. Крепятся же они к стволу с помощью поперечных корней, кольцом охватывающих ствол и срастающихся с родственными корнями. Именно срастанием корней фикусы отличаются от других полуэпифитов вьетнамских лесов с одревесневающими стеблями (растения из родов *Sorbus, Schefflera, Fagraea, Rhododendron, Poikilospermum, Vaccinium*). Если исключить развитие поперечных корней, фикус станет совершенно безвредным для дерева, или степень его агрессивности значительно снизится. Поперечные корни удлиняют путь дождевой воде, стекающей по стволу дерева-хозяина, способствуют накоплению органических частиц и образованию зоны повышенной влажности между поперечными корнями и стволом дерева. Таким образом, вертикальные корни стремятся преодолеть расстояние, отделяющее растение от почвы, заглубиться и «дать сигнал» к наращиванию кроны. В первые годы жизни фикуса в качестве эпифита такие корни имеют диаметры 2–3 мм. Любое дополнительное питание за счет органики, удерживаемой в дуплах, углублениях и «карманах» досковидных корней, стимулирует ветвление и местное утолщение корней. Скорость удлинения корней увеличивается по мере их приближения к почве ввиду возрастающей влажности, затенения, большего количества органики. При этом, случайно избрав в качестве хозяина (опоры) дерево из верхних подъярусов, фикус будет жить жизнью эпифита ни много ни мало, а 20–30 лет.

Достигнув почвы, фикус переходит на смешанное питание и становится полуэпифитом. Корни активно ветвятся во всех направлениях, корни-лидеры утолщаются по всей длине. Начинает прирастать крона. На молодых фикусах хорошо заметны один или два вертикальных корня-лидера, от которых отходят поперечные корни. Со временем в результате утолщения и срастания корней образуется чехол с характерными для фикусов ячеями между корнями, через которые просматривается ствол дерева-опоры. Если дерево тонкое (20–40 см в диаметре), корни охватят его быстро, одевая ствол в пока ячеистый, но постепенно заплывающий (ячейки затягиваются) чехол или футляр. Процесс освоения стволов более крупных деревьев растягивается на многие десятки лет. И чем дольше жертва (дерево-опора) остается живой, тем дольше живет и фикус. Но в конце концов, ствол дерева (и частично скелетные ветки) одеты в плотный футляр из соединившихся и слившихся между собой корней (лишь на отдельных участках сохраняется ячеистость) и корни фикуса, достигнув почвы, начинают конкурировать с корнями дерева-хозяина, — в результате оно ослабляется, скелетные ветви отмирают и отчуждаются. Повышенная влажность внутри футляра-чехла (от атмосферных осадков и их медленной фильтрации) способствует также развитию деструктивных гнилей в стволе дерева-опоры. Медленно разрушающиеся ткани дерева-хозяина видимо являются для фикуса многолетней органической подкормкой. Постепенно место кроны дерева в лесном пологе занимает крона фикуса, древесина ствола-опоры за 15–20 лет разрушается, и в память об умерщвленном дереве внутри ствола-футляра фикуса сохраняется полость. Этот момент один из самых кульминационных для фикуса.

Кроны фикусов плотные, по форме от шаровидных до овально-уплощенных или зонтиковидных, — последняя форма кроны преобладает у наиболее крупных растений. Длина скелетных ветвей достигает 12 м. В приречных лесах в условиях постоянной влажности воздуха и субстрата фикусы развивают многочисленные воздушные корни, отходящие от скелетных веток. Такие корни достигают поверхности почвы, утолщаются, а со временем становятся подпорками для ветвей и ствола. Мы наблюдали даже развитие ребристости у корней-подпорок, т.е. собственных досковидных корней. В условиях продолжительного (до 6-ти месяцев) сухого сезона «подпорки» не формируются, так как для развития протяженных воздушных корней имеющаяся влажность воздуха является, видимо, недостаточной.

Итак, после того как семя фикуса попало в благоприятные условия в кроне дерева-опоры и проросло, в течение последующих 20–30 лет фикус-эпифит стремится достичь поверхности почвы и укорениться. Лишь после этого начинается наращивание и слияние корней — образование ячеистого покрова (футляра) поверх ствола дерева. Процесс этот на крупных деревьях длится не менее 50–70 лет. Одновременно будут разрастаться крона фикуса и ослабляться дерево-опора, у последнего начнут отмирать и обрушиваться ветви и ствол. Длительность прохождения деструктивных процессов — 20–40 лет. Таким образом в лесу, через 90–130 лет от момента поселения фикуса на одном долго проживающем гиганте, на его месте возник другой — с огромной кроной, стволом большего диаметра, — полым, однако, внутри. Оставшиеся ячеи позволяют проникать в дупло и селиться здесь разным животным. Внутреннее пространство фикуса осваивают летучие мыши, панголины, виверры, совы, муравьи, пчелы, осы. После гибели дере-

ва-опоры ствол фикуса наращивается, но ячеи могут сохраняться. Если раньше крона фикуса развивалась при наличии полноценной опоры из живого мощного дерева, то с гибелью последнего возникает дисбаланс между весом мощной кроны фикуса и механической прочностью древесины. Вдобавок в кроне поселяются многочисленные эпифиты и полуэпифиты, сильно отяжеляющие протяженные скелетные ветки. Древесина фикуса — мягкая, и однажды, в один из переходных к влажному сезонов, при сильном дожде и шквальном ветре, ствол фикуса ломается в основании кроны. От фикуса остается ячеистый остов ствола, вокруг него располагаются рухнувшие с высоты 20 и более метров мощные скелетные ветви с обильной эпифитной растительностью. Этот драматический момент в судьбе фикуса может наступить приблизительно к 150-ти годам его жизни. Однако при наличии воздушных корней-опор и низко опущенной кроны дерево может жить неопределенно долго. Заметим, что крупные собственно корневые фикусы, в отличие от своих собратьев полуэпифитов погибают чаще всего в результате вывала дерева с комом земли, а не обламывания ствола.

Мы проследили судьбу фикуса-эпифита — полуэпифита-удушителя с указанием ориентировочных временных придержек, добавив в известную схему, включающую этапы поселения фикуса и его развития, стадию разрушения кроны и гибели дерева. Важно подчеркнуть, что присутствие фикусов-удушителей в древостое ведет к возникновению лесных «окон» не за счет вывала дерева, а посредством обрушивания кроны, т.е. с минимальным уроном для леса.

3.5. Строение корневых систем древесных пород

Работы, проводимые по изучению корневых систем деревьев тропических лесов до последнего времени связаны, в основном, с южноамериканским континентом (Еник, 1973; Jenik, 1976; Becker, Cactillo, 1990; Thompson, Proctor et al., 1992). Ведущим специалистом в этой области общепризнанно является чешский исследователь J. Jenik, выполнивший основополагающие работы по этой проблематике в лесах бассейна реки Амазонка. Важнейший вывод исследователя сводится к тому, что деревья тропических лесов имеют преимущественно поверхностный тип корневой системы. Richards (1996: 76–77), ссылаясь на работы других авторов (Wilkinson, 1939; Coster, 1932, 1933; Jenik, 1978) также придерживается мнения о преимущественном развитии у тропических деревьев поверхностных корневых систем и приводит классификацию Уилкинсона, по которой деревья малайского леса подразделяются на четыре группы: 1) хорошо развиты боковые корни, стержневой отсутствует; 2) боковые корни хорошо развиты, стержневой корень сохраняется; 3) боковые и стержневой корень одинаково хорошо развиты и сохраняются; 4) боковые корни слабые или отсутствуют. К сожалению, в настоящее время, после работ Jenik систематические исследования корневых систем деревьев в тропических лесах не проводятся. Однако не обладая знаниями о динамике развития и строении корневых систем, невозможно полно представить картину роста и развития тропических деревьев, и функционирования леса в целом. По этой причине, работая в равнинных диптерокарповых лесах южного Вьетнама, мы сочли необходимым по возможности подробно изучить вопросы строения корневых систем деревьев и, в первую очередь *Dipterocarpus dyeri*, как эдификатора.

В этом разделе приводятся результаты исследований, основанных на полевом материале, полученном при раскопках корневых систем самосева и разновозрастного подроста деревьев, а также препарировании корневых систем ветровальных деревьев из первого-третьего подъярусов древостоя.

Проведенные работы позволили придти к заключению, что корневые системы у деревьев сомкнутого равнинного диптерокарпового леса дифференцированы в зависимости от иерархии — места, занимаемого деревом в древесном пологе. Деревья, формирующие основу древостоя и образующие первый и второй подъярусы, формируют корневую систему, состоящую из вертикальных корней, осваивающих почвенную толщу до глинистых слоев и снабжающих деревья водой и минеральными элементами в течение всего года, и поверхностных корней, которые развиваются в верхних слоях почвы и в растительном опаде в границах проекции кроны дерева и снабжают деревья питательными веществами в течение влажного сезона.

Поверхностные корни развиваются преимущественно в гумусовом горизонте и в верхних слоях латеритного горизонта (до глубины 40–50 см). Максимум концентрации корней наблюдается в слое почвы 0–20 см, а также в листовом опаде. Наиболее тонкие и физиологически активные корни последнего порядка ветвления сосредоточены в наиболее структурированном, аэрированном и богатом питательными веществами верхнем 7–10-ти сантиметровом слое. Тонкие корни могут осваивать листовой опад, даже в слу-

чае если не вся поверхность почвы покрыта опавшими листьями — корни прикрепляются к нижней поверхности отдельно лежащих листьев. Начало формирования сосущих корней приходится на конец мая — июнь, когда верхние слои почвы в результате регулярного выпадения осадков приобретают постоянную высокую влажность. Обилие сосущих корней связано с мощностью слоя опавших листьев. Наилучшим условиям для развития тонких корней растений отвечает опад, сложенный 2–3 слоями листьев. Такой опад образуется под кронами крупных деревьев и, в первую очередь диптерокарпов. На развитие сосущих корней благотворное влияние оказывают земляные лепки термитов.

Как показали проведенные нами корневые раскопки, к середине влажного сезона (в начале июля), на границе почва — листовой опад формируется густая сеть из тонких корней растений (многие листья, скреплены между собой корнями) и активно развивается мицелий грибов. Отметим, окончания тонких корней деревьев из семейства Dipterocarpaceae (роды *Dipterocarpus* и *Shorea*) часто покрыты микоризными чехлами белого, светло-желтого и розоватого цвета. У деревьев из других семейств образование грибных чехлов не наблюдалось, что не исключает, однако, развития мицелия внутри корней, то есть формирования эндомикоризы. Предположительно, большинство видов деревьев и лиан вступают в симбиотические отношения с грибами. Обширная литература по этому вопросу подтверждает, что главные долгоживущие древесные породы обычно эктомикоризны, деревья из подчиненных подъярусов — эндомикоризны (Селиванов, 1981).

Плодовые тела грибов начинают появляться после выпадения мощных ливневых осадков, достигая пика обилия обычно в середине мая. В это время были отмечены плодовые тела (карпофоры) *Amanita* sp., *Boletus* sp., *Cantharellus* sp., cf. *Hebeloma, Russula* sp. (под кронами *Dipterocarpus dyeri* найдены все из перечисленных грибов, за исключением *Boletus*). Появление карпофоров *Boletus* sp. и cf. *Hebeloma* мы наблюдали единственный раз и на протяжении всего 7 дней во влажном сезоне (в конце мая). Плодовые тела, появившись над поверхностью листового опада, вырастали до своего максимального размера за 2–3 суток, после чего сгнивали. «Встреча» с *Boletus* sp. явилась для нас большой неожиданностью. Столь узкий временной интервал существования плодовых тел определяется, вероятно, стечением благоприятных условий, когда ночные температуры воздуха под пологом леса в приземном слое составляют 22–24°C, дневные — редко превышают 30–32°C, дожди идут регулярно, деревья активно наращивают тонкие корни. Карпофоры *Boletus* sp. были найдены под кроной *Shorea cochinchinensis* (Dipterocarpaceae) на удалении 1–3 м от ствола. Диаметр шляпки 6–8 см, максимальный диаметр ножки — 4 см. Цвет шляпки шоколадно-коричневый, гименофор светлый желтовато-зеленый, ножка утолщенная в основании, светло-серая с продольными пересекающимися тонкими линиями (тяжами) светло-коричневого цвета. Ножка и шляпка плотные. Срез шляпки светлый, на вкус без горечи.

Плодовые тела грибов появляются в лесу до августа-сентября, ими охотно питаются моллюски и многоножки (крупные кивсяки).

Как было сказано выше, в хорошо структурированной комковатой почве гумусового горизонта формируется сеть активно ветвящихся ростовых корней диаметром 3–7 мм.

В поверхностных слоях почвы наряду с тонкими скелетными корнями обычны мощные горизонтальные корни диаметром более 15 см. Наиболее крупные корни (диаметром до 40 см) характерны для деревьев первого и второго подъярусов. Это, в основном, горизонтальные корни первого порядка ветвления. У проростков такие корни формируются на границе листового опада и поверхности почвы. Постепенно утолщаясь, корень заглубляется своей нижней плоскостью в почву до достижения верхней границы латеритного слоя. Пизолитовые конкреции препятствуют дальнейшему заглублению корня в почвенную толщу. Рост корня в линейном и радиальном направлениях продолжается, при этом его основание расширяется, и форма поперечного сечения из округлой постепенно трансформируется в округло-трапециевидную. При этом верхняя часть корня выходит на поверхность, нередко возвышаясь над почвой на 15–25 (до 30) см. Выходящие на поверхность корни прослеживаются на удалении до 12 м от стволов деревьев, и с момента своего выхода на поверхность, они начинают оказывать влияние на перераспределение выпадающих атмосферных осадков по поверхности почвы. Максимально протяженные поверхностные корни наблюдались у наиболее крупных диптерокарпусов высотой более 40 м.

По нашим наблюдениям, из трех-пяти (реже семи) первичных горизонтальных корней, отходящих от основания стволов, три впоследствии становятся наиболее мощными. Они разветвляются на горизонтальные корни второго и более порядков, нередко образуют замкнутые ячеи, где накапливается растительный опад. Так, под крупными диптерокарпами на расстоянии 3–4 м от

ствола отмечено максимальное накопление листового опада (1200–1600 г/м²). Здесь до ноября-декабря сохраняется старый листовой опад, и под 2-х сантиметровым слоем опада в декабре (время сухого сезона) были найдены живые сосущие и эктомикоризными корни. Поверхностные горизонтальные корни часто формируют специфическую поверхностно-напочвенную корневую платформу радиусом до 3 м, основу которой составляют плотно переплетенные корни диаметром 3–12 см. Пространство между корнями порой столь невелико, что бывает трудно протиснуть между ними мачете. Высота платформы 20–30 см, корни в ней располагаются как бы слоями (до 3-х слоев). Корни из нижнего слоя могут выходить в верхний слой, в редких случаях корни из верхнего слоя уходят в нижние. Срастание корней, нами не отмечено, но корни настолько плотно прилегают и вдавливаются друг в друга, что невольно создается впечатление их единства в поверхностно-корневой платформе дерева. Подобные платформы мы наблюдали у таких древесных пород, как *Dipterocarpus dyeri, D. turbinatus, Shorea cochinchinensis, Shorea* sp., *Vatica dyeri* (Dipterocarpaceae), *Mangifera cochinchinensis* (Anacardiaceae), *Sindora cochinchinensis* (Fabaceae). В результате разрастания основания поверхностных корней и образования корневой платформы базальная часть деревьев нередко оказывается приподнятой над поверхностью почвы.

С переходом к горизонту конкреций количество горизонтальных корней резко уменьшается. Так в слое почвы от 20 до 40 см встречаются горизонтально ориентированные корни диаметром 20–50 мм, отходящие от вертикальных (якорных) корней. Нижняя граница распространения горизонтальных корней находится в пределах 2-х метрового слоя почвы. У ветровальных диптерокарпов крайне редко отмечались боковые ответвления от вертикальных корней на глубине 150–180 см. Протяженность этих корней была 30–37 см, диаметр в основании — 18–22 мм.

Вертикальные или якорные корни у большинства древесных пород отходят непосредственно от поверхностных корней и проникают в почвенную толщу до глинистых слоев, при этом на границе латеритного и глинистого горизонтов может иметь место небольшое утолщение вертикальных корней с последующим их активным ветвлением (образуется узел ветвления) на тонкие корни, ориентированные в разных направлениях. Примечательно, что диаметры вертикальных корней, отходящих от досковидных, равны толщине последних. Вертикальные корни от своего основания и до достижения ими уровня глинистого горизон-

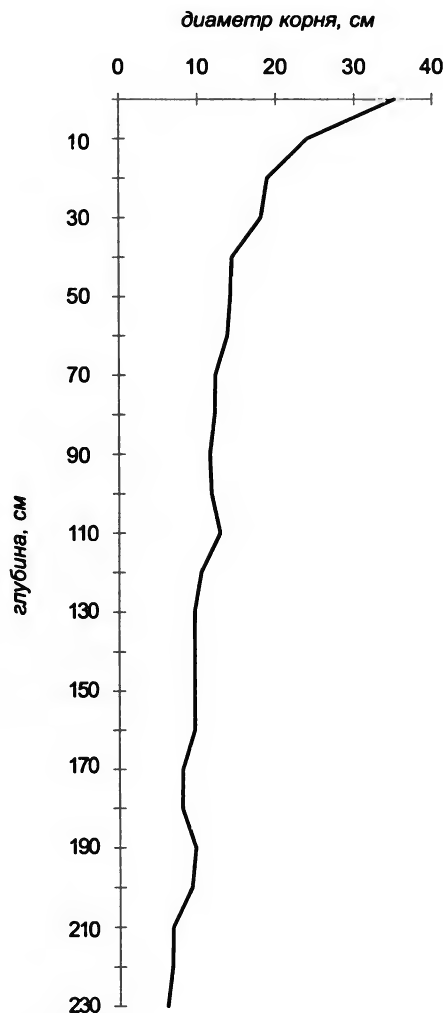


Рис. 15. Изменение диаметра главного корня *Dipterocarpus dyeri* с заглублением в почвенную толщу.

та в диаметре изменяются незначительно. Так, диаметры 14-ти якорных корней *Buchanania lucida* (Anacardiaceae) на протяжении 140–160 см латеритного слоя оставались приблизительно одинаковыми, затем, непосредственно над глинистым водоносным слоем, корни дланевидно разветвлялись на тонкие корни диаметром 7–10 мм, ориентированные горизонтально.

Центральный корень, по нашим наблюдениям, сохраняется только у небольшого числа древесных пород, таких как: *Dipterocarpus dyeri, D. turbinatus, Shorea cochinchinensis* (Dipterocarpaceae), *Machilus odoratissima* (Lauraceae), *Mangifera cochinchinensis* (Anacardiaceae), *Sindora cochinchinensis* (Fabaceae). Диаметр главного корня при продвижении вглубь почвы изменяется постепенно, — что видно из рис. 15 на примере взрослого ветровального экземпляра *Dipterocarpus dyeri*, диаметр ствола которого на высоте 1,3 м составлял 70 см.

Схема формирования и развития центрального корня *Dipterocarpus dyeri* изложена в Главе

5. Аналогично формируется корневая система и у *Mangifera cochinchinensis*. Эта порода также имеет семена с большим запасом питательных веществ, которые прорастают в начале влажного сезона, когда почвенные слои промочены и латеритный горизонт рыхлый. Первые несколько лет идет активное нарастание первичного вертикального корня, — надземная часть растения в это время имеет незначительный прирост и сохраняет фиксированное число листьев — от 4 до 5. Особенностью *Mangifera cochinchinensis* является то, что эта порода в условиях массива Ма Да плодоносит с интервалом в 4 года. Так, плодоношение наблюдалось в 1992, 1996 и 2000 годах. Плоды — сочная костянка с сильно выраженным смолистым запахом и кисло-сладким вкусом — созревают во второй декаде марта. В апреле-мае семена прорастают. В 2002 году мы могли наблюдать сохранившиеся сеянцы 1992 года, при этом количество листьев у них не возросло, высота увеличилась на 2–3 см (за 10 лет!), и теперь в радиусе проекции кроны осталось от 1 до 3 растений на 1 м^2, в то время как в 1992 году приходилось до 12 сеянцев.

Ввиду плотности сложения горизонта конкреций вертикальные корни имеют небольшой радиальный прирост, в процессе роста корни уплощаются и не ветвятся. Преобладают корни диаметром 4–8 см, в отдельных случаях до 14–20 см. Поверхность таких корней неровная с большим количеством отпечатков от впрессованных в кору корня конкреций.

В процессе роста поверхностных корней у многих видов деревьев образуются досковидные корни, по праву считающиеся неотъемлемой частью облика деревьев тропических лесов (Ричардс, 1961; Вальтер, 1968; Vareschi, 1980; Whitmore, 1992). В массиве Ма Да досковидные корни присущи деревьям второго и третьего подъярусов. Что касается *Dipterocarpus dyeri*, образующего верхний подъярус, то у деревьев этого вида даже при достижении ими размеров, близких к предельным, явные досковидные корни не формируются, а происходит разрастание основания поверхностных корней и, соответственно, базальной части ствола. При этом, горизонтальные корни достигают в основании диаметра 60 см и возвышаются над почвой на 20–40 см.

Классические досковидные корни отмечены у древесных пород из следующих семейств: Anacardiaceae, Bombacaceae, Burseraceae, Datiscaceae, Ebenaceae, Elaeocarpaceae, Fabaceae, Irvingiaceae, Lauraceae, Meliaceae, Moraceae, Myrtaceae, Rosaceae, Rubiaceae, Rutaceae, Sterculiaceae, Sapindaceae, Tiliaceae и Verbenaceae. Слабо выражены досковидные корни у деревьев сем. Euphorbiaceae и Fagaceae (произрастающих на территории массива); у *Shorea cochinchinensis* (Dipterocarpaceae) образуются небольшие досковидные корни; древесная порода из сем. Myristicaceae — *Horsfieldia glabra* — предпочитающая гидроморфные почвы, формирует досковидные корни наряду с ходульными, воздушными и дыхательными. Не отмечены досковидные корни у деревьев из сем. Annonaceae, Clusiaceae, Theaceae, Ulmaceae. Заметим, что деревья из семейств Dipterocarpaceae (*Dipterocarpus costatus, D. retusus, Hopea mollissima*), Fagaceae (роды *Castanopsis, Lithocarpus, Quercus*), Ulmaceae (*Gironniera* sp.) на маломощных почвах в условиях горного рельефа центрального и северного Вьетнама развивают высокие и протяженные досковидные корни.

Досковидные корни у древесных пород образуются в определенном количестве. Основные их параметры, такие как: протяженность по стволу или высота, толщина стенок, длина основания или радиальная протяженность также часто видо- и местоспецифичны.

Досковидные корни часто развиваются неравномерно: один или два из них, как правило, лидируют по размерам. При этом, для таких пород, как *Bombax ceiba* (Bombacaceae), *Parkia dongnaiense* (Fabaceae), *Phoebe cuneata* (Lauraceae), *Sterculia alata, Tarrietia javanica* (Sterculiaceae), *Shorea cochinchinensis* (Dipterocarpaceae) и некоторых других характерно наличие трех, равномерно развитых досковидных корней.

Как правило, длина основания досковидных корней превышает их высоту. Толщина стенок колеблется от 4 до 30 см. более тонкие стенки присущи корням быстрорастущих древесных пород с мягкой древесиной, формирующих многочисленные досковидные корни. Самые высокие и протяженные (для данного массива) досковидные корни мы наблюдали у *Tetrameles nudiflora* (Datiscaceae) — высота их 4–5 м при длине основания до 13 м (!).

Следует подчеркнуть, что в целом, симметрично расположенные и хорошо развитые досковидные корни отмечены у деревьев, растущих на выровненных участках леса. У деревьев горных лесов, выросших на склонах, досковидные корни расположены асимметрично и развиты неравномерно. Наиболее крупные и протяженные из них направлены поперек склона, в некоторых случаях вниз по склону.

Вертикальная плоскость (ребро) досковидного корня может соотноситься с осью ствола как в виде прямого радиального луча, так и изогнуто дуго- или волнообразно. Собственно ребро кор-

ня может быть прямым, вогнутым или дугообразно выгнутым. Переход от досковидного корня к поверхностному может быть резким или постепенным. К примеру, на некоторых каменистых субстратах в постоянно влажных биотопах досковидные корни плавно переходят в протяженные поверхностные лентовидные корни, длина которых может достигать нескольких метров.

Основание досковидного корня заглубляется в почву на 10–15 см, от него отходят вертикальные якорные корни, диаметр таких корней равен толщине ребра досковидного корня или несколько превышает таковую. Обычно от основания досковидного корня отходят 2–3 вертикальных корня. Верхняя часть ребра у досковидных корней окрашена светлее и кора здесь значительно тоньше, чем на стенках корня. Досковидные корни легко повреждаются падающими стволами и скелетными ветвями деревьев, иногда даже собственного дерева. Поврежденный участок или затягивается раневой тканью, или загнивает, если повреждение получено во влажном сезоне. В последнем случае на боковых поверхностях ребер корней развиваются плодовые тела дереворазрушающих грибов. В отмершей древесине досковидных корней иногда образуются сквозные отверстия.

На рис. 16 показаны конфигурация (и параметры) досковидных корней некоторых древесных пород равнинного диптерокарпового леса: *Xerospermum microcarpum* (Sapindaceae) — №1, *Tarrietia javanica* (Sterculiaceae) — №2, *Buchanania lucida* (Anacardiaceae) — №3, *Horsfieldia glabra* (Myristicaceae) — № 4, *Tetrameles nudiflora* (Datiscaceae) — №5.

У некоторых деревьев первичные досковидные корни, как и поверхностные корни, ветвятся с образованием корней второго и даже третьего порядков. Эта способность является устойчивым идентифицирующим признаком для деревьев из сем. Anacardiaceae, Datiscaceae, Elaeocarpaceae, Irvingiaceae, Meliaceae и Myrtaceae. Вокруг ствола дерева формируются замкнутые емкости или «карманы», ограниченные стенками досковидных корней. Глубина их обычно 20–40 см (но может достигать и 1 м), площадь основания 0,5–1,5 м^2.

У *Irvingia malayana* (Irvingiaceae), отходящие под разными углами вторичные корни могут срастаться, образуя замкнутые полости и своеобразные «карманы» на боковых стенках досковидных корней. В «карманах» происходит накопление листового и веточного опада, плодов, частиц отслаивающейся коры. Органическая масса постепенно перерабатывается почвенными грибами, бактериями, насекомыми и дождевыми червями в грубогумусную субстанцию и используется деревом как дополнительный источник минерального и органического питания. При раскопках почвы «карманов» были отмечены отходящие от ребер досковидных корней ростовые корни с большим количеством сосущих окончаний на них. Такие емкости бессточны и дождевая вода накапливается в них, образуя здесь мини водоемы, в которых выводятся и развиваются личинки насекомых (к сожалению малярийных комаров тоже) и земноводных. Несмотря на то, что вода в емкостях, образовавшихся на стволах деревьев, сохраняется подолгу, развитие гнилей древесины не отмечено. В почве «карманов» на высоте до 1,3 м мы находили дождевых червей, также, неоднократно наблюдали крупных червей на стволах деревьев в период регулярного выпадения осадков, при этом в отдельных случаях черви поднимались на высоту 2–2,5 м. Не исключено, что дождевые черви могут подниматься и выше. Так, в горных лесах центрального и северного Вьетнама мы находили дождевых червей в моховых подушках в кронах только что срубленных деревьев высотой 17–20 м.

По нашему мнению, просматривается определенная связь между количеством досковидных корней, их размерами, конфигурацией — с одной стороны, и параметрами дерева в момент появления первых признаков ребристости (высота, диаметр ствола, диаметр первичного горизонтального корня) — с другой. Как правило, чем в более раннем возрасте у дерева закладываются досковидные корни, тем они более тонкие и высокие.

Так, у *Buchanania lucida* первые признаки ребристости наблюдаются у первичных горизонтальных корней диаметром 3 см, при высоте дерева 6 м, диаметре ствола 4 см. С ростом дерева, утолщением базальной части ствола и горизонтальных корней идет постепенное нарастание досковидных корней, увеличение толщины их ребер. Досковидные корни у *B. lucida* с диаметром ствола 12–14 см (высотой 9–11 м) достигают высоты 20 см, длины 30 см и имеют толщину 2 см; у деревьев с диаметром 20–30 см (высотой 15–20 м) досковидные корни имеют высоту 70–120 см, длину от 90 до 230 см и толщину 6–8 см. При достижении деревьями размеров, близких к предельным (высота до 40 м, диаметр ствола 70–90 см) их досковидные корни возвышаются на 2,5–3,2 м, длина основания составляет до 3,5 м, толщина ребер корней при этом не меняется и остается такой же, как у деревьев высотой 15 м — 6–8 см. Таким образом, после достижения деревьями определенных параметров (соотношения параметров) досковидные корни продолжают наращивать высоту и длину, а толщина ребер корней остается неизменной.

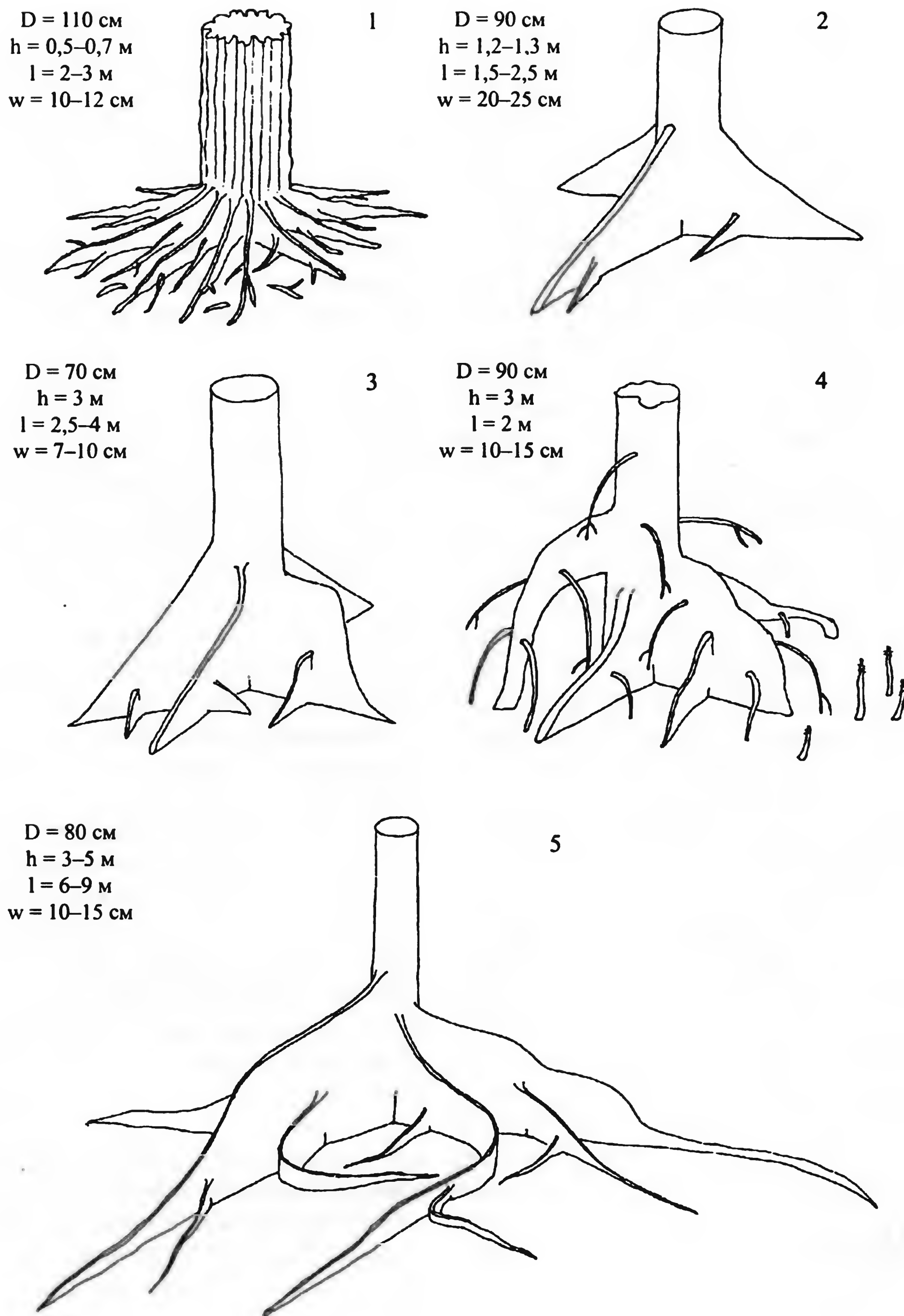


Рис. 16. Конфигурация и параметры досковидных корней *Xerospermum microcarpum* (1), *Tarrietia javanica* (2), *Buchanania lucida* (3), *Horsfieldia glabra* (4), *Tetrameles nudiflora* (5).
D — диаметр ствола над досковидными корнями, h — высота, l — длина, w — толщина ребер корней.

У древесных пород с более поздней закладкой досковидных корней толщина их ребер с возрастом дерева увеличивается. Для *Tarrietia javanica* начало закладки досковидных корней сопряжено с достижением деревьями диаметра ствола 16–18 см (высоты 12–14 м). При этом корни высотой 15–20 см и протяженностью 20–25 см имеют уже толщину 10–12 см. Взрослые экземпляры *T. javanica* (высотой 40 м с диаметром ствола 90–110 см) формируют три мощных, симметрично расположенных досковидных корня высотой до 120 см, протяженностью 100–150 см и толщиной 30–35 см.

Следует отметить, что хорошо выраженные досковидные корни формируются у многих видов деревьев уже на стадии подроста. Первые признаки ребристости проявляются с утратой первичным стержневым корнем своего лидиру-

ющего положения и, соответственно, активизацией роста поверхностных горизонтальных корней. Развитие досковидных корней предопределено рядом факторов, среди которых определяющее значение, по нашему мнению, имеют календарные сроки созревания плодов, относительно мелкие размеры семян и, возможно, главное — сроки их прорастания и условия укоренения растений.

В равнинном диптерокарповом лесу плодоношение большинства видов деревьев приурочено к концу сухого сезона. Прорастание мелких семян с небольшим запасом эндосперма провоцируется первыми обильными осадками в марте-апреле. Выпадающие в этот период дожди промачивают только верхний гумусовый горизонт почвы, слой конкреций остается сухим. Центральный корень проростка проникает в верхние увлажненные рыхлые почвенные слои, но, наталкиваясь на глубине 15–20 см на уплотненный (сцементированный) латеритный слой с низкой влажностью, дальнейший рост приостанавливает (возможно, вследствии кончик корня подсыхает). Одновременно закладываются горизонтальные корни, развивающиеся в нижних слоях листового опада (на границе с гумусовым горизонтом), где в течение апреля-мая поддерживается высокая влажность. На фоне замедления роста центрального корня преимущество в развитии получают поверхностные корни. Таким образом, деревья с некрупными плодами формируют поверхностную корневую систему с сетью якорных корней, отходящих от горизонтальных и осваивающих почвенную толщу до глубины 1,4–1,8 м (захватывая верхний слой глин).

Для прорастания крупных плодов требуется значительно большее количество осадков. Так, орехи *Dipterocarpus dyeri* прорастают только в середине июня. К этому моменту складываются благоприятные условия для глубокого освоения почвы корнями, поскольку почвенная толща находится во влажном состоянии, латеритный слой из уплотненного становится более рыхлым и корне проницаемым. Такие условия поддерживаются в течение 3–3,5 месяцев — с середины июня до конца сентября. Сеянцы *D. dyeri* успевают за это время развить центральный корень длиной 30–35 см, заглубляясь в слой конкреций на 10–15 см. Приоритетное развитие стержневого корня является сдерживающим фактором для развития надземной части растения и его поверхностных корней вплоть до момента достижения стержневым корнем постоянно влажных почвенных слоев. У взрослых деревьев диптерокарпуса вертикальные корни уходят в почвенную толщу на 3–5 м, заглубляясь в глинистые слои на 1–2 м.

Изложенное выше предположение о связи между размерами семян и типом корневой системы деревьев базируется на наших наблюдениях за прорастанием семян этих деревьев в массиве Ма Да, оно также соотносится с положением, изложенным другими авторами (Цельникер, 1978) о том, что в целом корневым системам многих деревьев, имеющим крупные семена, присуще приоритетное развитие центрального корня. При этом, видимо, существует значимое число исключений из этого правила.

Обобщая многолетние наблюдения в лесах Вьетнама, мы пришли к заключению, что в случае, если деревьям тропического леса удается полноценно развить первичный корень, тогда такие деревья не формируют досковидные корни. Если же корнеобитаемый слой имеет незначительную мощность, то в таких случаях деревья развивают поверхностные корни и, как форму развития поверхностных корней — досковидные корни. Как нам представляется, досковидные корни — это следствие реализации деревьями компенсационных механизмов, направленных на адаптацию к специфическим условиям произрастания.

Деревья в сухом диптерокарповом лесу на глубоких приморских песках и большинство деревьев предгорного полидоминантного влажного тропического леса, растущих на мощных хорошо структурированных бурых почвах, по нашим наблюдениям, не формируют досковидные корни. Напротив, деревья верхнего подъяруса предгорных и горных лесов центрального и северного Вьетнама, растущие на мелких почвах (при залегании на глубине 0,2–0,4 м скальных пород), имеют хорошо выраженные мощные досковидные корни. На каменистых почвах, на влажных легких аллювиальных почвах древесные породы развивают гигантские досковидные корни, высота которых достигает 7–8 м, а длина 8–12 м (*Dracontomelon dao* из сем. Anacardiaceae — сев. Вьетнам). Важной предпосылкой формирования досковидных корней у деревьев предгорных и горных лесов является также экранированность от ветра мест их произрастания (склонов, котловин, ущелий и т.д.). Так, на продуваемых хребтах мы не находили деревьев с досковидными корнями, в то время как такие деревья росли на подчиненных и, в значительной степени, экранированных хребтах. Деревья нижних подъярусов диптерокарпового леса также в значительной степени экранированы от ветрового воздействия. Наиболее сильные порывы ветра принимают на себя деревья верхнего подъяруса (не развивающие досковидных корней). Их кроны яв-

ляются защитным экраном для деревьев нижних подъярусов.

Интересный пример приведен в книге супругов Яковлевых (1968) при описании диковинных растений Боготского Ботанического сада. В качестве одного из примеров таких растений упомянут *Sandoricum koetjape* (syn. — *S. indicum*) (Meliaceae) с очень мощными досковидными корнями. Эта древесная порода распространена по всей Юго-Восточной Азии. В равнинном диптерокарповом лесу Ма Да на красно-желтых ферраллитных почвах *S. koetjape* не имеет досковидных корней, но формирует сеть глубоких вертикальных корней. Нам представляется, что эти два направления в развитии корневой системы данной древесной породы указывают на пластичность в процессе приспособления к разным местообитаниям, как к вынужденному, так и естественному.

Косвенным показателем направленности на развитие центрального корня является величина ежегодного вертикального прироста у сеянцев и подроста. Так например, у деревьев, с интенсивно углубляющимся стержневым корнем и не образующих (в условиях массива Ма Да) досковидных корней, под пологом леса растения при высоте 0,5 м имеют следующие ежегодные вертикальные приросты: *Dipterocarpus dyeri* — 1–3 см, *Mangifera cochinchinensis* — 1–2 см, *Shorea cochinchinensis* — 3–5 см. Прирост в высоту у сеянцев древесных пород, образующих досковидные корни, в аналогичных условиях составляет: у *Tarrietia javanica* — 10–12 см, у *Parkia dongnaiense* — 15–20 см, у *Scaphium lychnophorum* — 15–20 см, у *Elaeocarpus darlacensis* — 20–25 см.

Деревья равнинного диптерокарпового леса с отчетливо выраженными досковидными корнями на определенных этапах своего развития (самосев-подрост) являются быстрорастущими. Однако возникновение досковидных корней не определяется только скоростью вертикального прироста дерева. Досковидные корни никогда не образуются у таких быстрорастущих пород как *Anthocephalus chinensis, Morinda tomentosa* (Rubiaceae), *Schefflera* sp. (Araliaceae), *Trema velutina* (Ulmaceae), не отмечены они и у видов из родов *Knema* (Myristicaceae), *Garcinia* (Clusiaceae) — в условиях рассматриваемого массива, *Polyalthia* (Annonaceae), *Barringtonia* (Lecythidaceae), подрост которых имеет вертикальный прирост 20–30 см в год.

Воздушные корни образуются на стволах деревьев во время влажного сезона на высоте до 2 м от поверхности почвы, достигая длины до 50 см и диаметра 3–7 мм, нередко не заглубляются в почву. Воздушные корни могут отходить от ребер досковидных корней. С наступлением сухого сезона воздушные корни отмирают. Они характерны для *Elaeocarpus lacunosus, Irvingia malayana, Lagerstroemia duperreana, Pterospermum grandiflorum, Tetrameles nudiflora, Lithocarpus* sp., *Syzygium* sp.

Развитие ходульных корней свойственно, по нашим наблюдениям, древесным породам, произрастающим на переувлажненных почвах. Базальная часть ствола таких деревьев сформирована ходульными корнями, утолщенными в разной степени. Ходульные корни выглядят как воздушные, отличаясь от последних большими диаметрами. Так, у *Horsfieldia glabra* (Myristicaceae) ходульные корни диаметром 12–14 мм появляются на стволе дерева на высоте до 1,5–1,8 м от поверхности почвы. По мере роста, корни дугообразно изгибаются и достигают поверхности почвы на удалении 1–1,5 м от ствола дерева. Ходульные корни обладают способностью ветвиться на корни второго порядка, еще не достигнув почвы. Так, крупные экземпляры *H. glabra* имели в основании ствола несколько досковидных корней с обильно отходящими от них воздушными и ходульными корнями второго порядка. Аналогичный феномен образования ходульных корней мы отмечали у *Elaeocarpus lacunosus*. Эта древесная порода произрастает в широком диапазоне эдафических условий: от хорошо дренированных почв плакоров до глеевых почв заливаемых депрессий. В зависимости от биотопа надземная корневая система *E. lacunosus*, развивается с преобладанием досковидных (на плакоре) или ходульных корней (в понижениях). С возрастом дерева ходульные корни могут уплощаться и уже более напоминают досковидные. От таких псевдодосковидных корней обычно отходит значительное количество ходульных и воздушных корней второго порядка. На плакорных лесных участках ходульные корни иногда отмечаются также у деревьев из рода *Dillenia*. В целом, по нашим наблюдениям, деревьям из сем. Dilleniaceae не свойственно развивать досковидные или ходульные корни, но тем интереснее исключение.

Ходульные корни образуются также в случаях прорастания семян и последующего роста сеянцев древесных пород на поверхности лежащих на земле стволов деревьев, а также при укоренении скелетных веток наклонившегося или упавшего дерева. Эти явления хорошо иллюстрированы П. Ричардсом (1961) и Г. Вальтером (1968). Нами в диптерокарповом лесу подобные случаи отмечены преимущественно для деревьев, растущих в долинах лесных рек. Так, укоренение ске-

летных веток упавших деревьев с помощью ходульных корней мы наблюдали у *Cleistanthus acuminatus* и *Lagerstroemia* sp.

Мощные лианы с одревесневающим стеблем, формируют, подобно деревьям, хорошо развитую систему из глубоких вертикальных корней, включающую как центральный так и якорные корни, ответвляющиеся от поверхностных корней.

Травы, а также лианы влажного сезона, осваивают корнями почвенную толщу до глубины 50–60 см (проникая в горизонт конкреций на 30–40 см), но не достигают глинистого горизонта.

ГЛАВА 4. ФЕНОРИТМИКА ФОНОВЫХ ЛЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

4.1. Смена листьев

Смена листьев в равнинном диптерокарповом лесу начинается в декабре, почти сразу за массовым листопадом эдификаторной породы — *Dipterocarpus dyeri* и продолжается до февраля-марта. В этот период наблюдается листопад у большинства древесных пород, составляющих верхние подъярусы древостоя. Среди основных видов: *Mangifera cochinchinensis* (Anacardiaceae), *Phoebe cuneata* (Lauraceae), *Sandoricum koetjape* (Meliaceae), *Sindora cochinchinensis* (Fabaceae), *Tarrietia javanica* (Sterculiaceae), сроки листопада которых — декабрь-январь; *Buchanania lucida* (Anacardiaceae), *Dipterocarpus turbinatus* (Dipterocarpaceae), *Ficus tjahela* Burm. f. (Moraceae), *Irvingia malayana* (Irvingiaceae), *Machilus odoratissima* (Lauraceae), *Shorea cochinchinensis* (Dipterocarpaceae) сбрасывают листья в феврале-марте.

Сроки начала сбрасывания листьев у представителей рода *Dipterocarpus* могут несколько смещаться в связи с климатическими особенностями года. Так, в 1989 г. опадение листьев началось 20 ноября, в 1990 г. — 1–3 декабря, в 1991 г. — 15 ноября. Вероятно, импульсом для сбрасывания листьев является наряду с климатическими факторами массовое отмирание сосущих корней, развивающихся, в основном, в слое листового опада. Мы связываем это с общим сокращением запасов опада, уменьшением количества атмосферных осадков, снижением влажности верхних почвенных горизонтов (0–20 см). Смена листьев у диптерокарпусов происходит динамично: уже через 3–4 дня после потери листьев отмечается появление новых листовых пластинок. Листья у деревьев высотой 30–40 м (кроны радиусом 5 м) полностью восстанавливаются через 10–12 дней с момента начала листопада. Более крупные деревья — высотой 50 м (с кронами радиусом 12–13 м) теряют листья постепенно, особенно, если они образуют группы или соприкасаются кронами. Процесс опадения листьев у таких деревьев растягивается на 7–10 дней, восстановление листьев происходит через 18–20 дней с момента начала листопада.

В зависимости от местонахождения в кроне дерева листья опадают в разные сроки. В первую очередь, это листья из верхней части кроны, а также из ее наружных слоев с южной и восточной сторон, подолгу освещаемых солнцем. В последнюю очередь опадают листья из внутренней части кроны. Дольше всех остаются на дереве листья нижних веток северной части кроны. К этому моменту на вершине дерева уже начинают разворачиваться листья новой генерации. Таким образом, в течение нескольких дней в кроне прослеживаются два процесса — сброс старых листьев и появление новых. Интенсивность листопада у *Dipterocarpus dyeri* приблизительно одинакова — ежедневно в опадоуловители в границах проекции кроны падало от 7 до 10 листьев.

У большинства видов деревьев второго подъяруса листья опадают в течение 10–14 дней, новые листья начинает появляться за 2–3 дня до полного опадения старых.

Сроки листопада деревьев третьего и четвертого подъярусов растянуты, для многих пород — индивидуальны. Ежегодно лишь некоторые деревья меняют листья полностью. Среди них *Diospyros buxifolia, D. maritima* (Ebenaceae), *Elaeocarpus darlacensis, E. dongnaiensis* (Elaeocarpaceae), *Garcinia ferrea* (Clusiaceae), *Knema linifolia* (Myristicaceae), *Metadina trichotoma* (Rubiaceae). Смена листьев у них происходит в январе-марте. Частичная смена листьев наблюдается у следующих пород: у *Baccaurea sapida* (Euphorbiaceae), у *Barringtonia cochinchinensis* (Lecythidaceae), у *Polyalthia* spp. (Annonaceae), у *Pterospermum* sp. (Sterculiaceae), у *Sageraea elliptica* (Annonaceae), у *Sterculia alata* (Sterculiaceae).

Среди растений нижнего подъяруса только единичные виды полностью листопадны (*Saprosma cochinchinensis*), в основном же — частично листопадны (например *Psychotria adenophylla, Rinorea anguifera*, виды родов *Antidesma* и *Lasianthus*).

Крупные древесные лианы, кроны которых находятся в верхней части лесного полога, в большинстве своем листопадны. Полная или почти полная ежегодная смена листьев характерна для таких лиан, как *Ancistrocladus cochinchinensis* (Ancistrocladaceae), *Artabotrys fragrans* (Annonaceae), *Bauhinia harmandiana* (Fabaceae), *Congea vestita* (Verbenaceae), *Desmos* spp. (Annonaceae), *Gnetum latifolium* (Gnetaceae), *Parthenocissus cuspidifera* (Vitaceae), *Sphenodesma pentandra* (Verbenaceae), *Tetrastigma harmandii* (Vitaceae), *Uvaria* spp. (Annonaceae), *Ventilago calyculata* (Rhamnaceae). Сроки листопада у лиан сходны с таковыми у деревьев — конец влажного — начало сухого сезона.

Насекомые-филлофаги активно питаются молодыми, еще не полностью развернувшимися листьями, в частности диптерокарпусов, повреждая до 80% листьев. Так, в декабре 1990 г., в период развития новых листьев, кроны диптерокарпусов были в разной степени объедены гусеницами волнянки. Сильно были повреждены деревья, образующие разновозрастные группы из 4–7 растений, одиночные средневозрастные дере-

вья — незначительно. Крупные диптерокарпусы с растянутыми сроками листопада и с асинхронным развитием листьев новой генерации (иначе говоря, предоставляющие гусеницам всех возрастов пополняемую кормовую базу) были объедены полностью, либо в значительной степени (на 70–90 %).

Первые признаки дефолиации были нами отмечены 23 декабря 1990г., а через 4 дня кроны крупных деревьев полностью лишились листьев. Слой экскрементов гусениц на поверхности листового опада в границах проекции кроны составил 3–5 мм. В течение нескольких дней кроны деревьев оставались без листьев. По прошествии 5-ти дней на вновь образовавшихся побегах в верхней части кроны появились листья второй генерации. Скорость роста листовых пластинок была ниже по сравнению с таковой при развитии листьев первой генерации, что, по-видимому, связано с истощением запасов метаболитов в тканях дерева (Гирс, 1982). Количество листьев на побегах осталось прежним. Средняя площадь листовой пластинки и ее сухой вес составили, соответственно, 170 см^2 (против 260 см^2 в другие годы) и 2,4 г (против 3,2 г). В связи с этим площадь фотосинтезирующей поверхности дерева сократилась приблизительно на 30–40%, снижение веса листьев повлекло значительное уменьшение массы листового опада под этими деревьями. Восстановление листьев второй генерации шло в течение 10–12 дней и завершилось к середине января. Повторного объедания не наблюдалось. Образование цветков и, соответственно, плодов у сильно пострадавших деревьев (80–100% объедания) не отмечено. Деревья, кроны которых были объедены на 30–50%, нормально развили соцветия (и, в дальнейшем, плоды) только на ветвях, не подвергшихся нашествию филофагов.

Аналогичное явление мы наблюдали в лесном массиве Ма Да в последних числах декабря 2001 г., т.е. через 11 лет. Гусеницами были объедены кроны *Dipterocarpus dyeri* и *D. turbinatus*. Сильно пострадали все крупные деревья, их кроны были объедены на 80–100%. Таким образом, не исключено, что массовая дефолиация для диптерокарпусов — периодическое явление, возможно, сопряженное с 11-летним солнечным циклом.

4.2. Ритмика цветения и плодоношения

Ритмика цветения и плодоношения фоновых растений диптерокарпового леса представлена в таблице 6 и, по отдельным видам, в Главе 7 — Повидовая характеристика ...

Как следует из представленной таблицы большинству видов деревьев и лиан присущи фиксированные сроки цветения и плодоношения.

Деревья верхних (I–II) подъярусов цветут во время сухого сезона с декабря по апрель, массовое цветение отмечается с февраля по март. Плодоношение начинается с марта и прослеживается до июня — июля. Многие древесные породы плодоносят в течение одного-двух месяцев. Пик плодоношения приходится на апрель — май.

Деревья средних подъярусов (III–IV) имеют более продолжительные сроки цветения и плодоношения по сравнению с деревьями верхней части полога. При этом цветение у большинства видов начинается во время сухого сезона и завершается в переходный сезон к влажному или в начале влажного. Плодоношение начинается в переходный сезон к влажному и заканчивается во влажном или в переходном к сухому.

Древесные породы нижнего (V) подъяруса цветут и плодоносят в течение сухого и переходного сезонов, некоторые виды цветут и плодоносят на протяжении всего года. По нашим наблюдениям, основная масса плодов формируется в этом подъярусе в апреле-мае, после влагозарядки почвы.

Древесные лианы начинают цвести во время переходного сезона к сухому, пик цветения приходится на сухой сезон (декабрь-январь). Плодоношение начинается в конце сухого и длится до начала влажного сезона. Отдельные виды (или экземпляры) плодоносят в течение влажного сезона. Цветение и плодоношение у травянистых лиан приурочено к влажному сезону.

Начало цветения и плодоношения у наземных трав (они в таблице не указаны) зависит от обеспеченности растений почвенной влагой. В связи с этим травы цветут начиная с переходного к влажному сезону (апрель-май), плодоношение приходится на влажный сезон.

Таким образом, феноритмика растений равнинного диптерокарпового леса имеет определенную специфику — массовое цветение деревьев и лиан приурочено к сухому сезону (с ноября-декабря по февраль-март). Во время влажного сезона цветут некоторые виды деревьев из нижних подъярусов, травянистые лианы и наземные травы. Массовое плодоношение деревьев и лиан происходит в переходный к влажному и длится до начала влажного сезона — с апреля по май-июнь. У деревьев средних (отдельные представители) и нижних подъярусов плодоношение растянуто по срокам (сроки индивидуальны), на растениях наблюдаются одновременно плоды и цветки. Такие деревья плодоносят в течение пе-



Ствол фикуса-душителя *Ficus* sp.



Крупный экземпляр эпифитного папоротника *Asplenium nidus*



Колонизация эпифитным папоротником *Platycerium grande* основания кроны крупного экземпляра *Canarium* sp.



Эпифит *Dischidia rafflesiana*, на срезе листа видны корни и муравьи, обитающие внутри листьев



Цветущая эпифитная орхидея *Coelogyne* cf. *trinervis*



Эпифитный папоротник *Platycerium grande* в кроне *Shorea* sp.



Эпифитный папоротник *Drynaria quercifolia* на стволе крупной упавшей *Tarrietia javanica*, слева — листья лианы *Ancistrocladus cochinchinensis*

Таблица 6
Сроки цветения и плодоношения деревьев и лиан равнинного диптерокарпового леса

Название растений	Сезоны / Месяцы																							
	сухой								переходный						влажный						переходный			
	XI		XII		I		II		III		IV		V		VI		VII		VIII		IX		X	
Деревья																								
I подъярус																								
Dipterocarpus dyeri		+	+	+						0	0	0	0											
II подъярус																								
Anisoptera robusta												+	+	+	+	0	+	0						
Bombax ceiba												+	+	+	0	0								
Buchanania lucida								+	0	+	0	+	0	0	0									
Dacryodes rostrata											+	+	+	+	+	0	0	0						
Dipterocarpus turbinatus												+	+	0	0									
Elaeocarpus darlacensis										+	+	+	0	+	0	+	0	0						
Ficus tjahela (полуэпифит)											0	0	0	0										
Irvingia malayana										+	+	+		0	0									
Lagerstroemia duperreana										+	+	+	0	+	0	0								
Mangifera cochinchinensis				+	+	+	+	+			0	0												
Phoebe cuneata						+	+	+	+	+		0	0											
Tarrietia javanica												+	+	+	0									
Tetrameles nudiflora									+	+	0	0	0											
Sandoricum koetjape									+	+	+	0	0											
Shorea roxburghii								+	+	0	+	0	0	0										
Sindora cochinchinensis				+	+	+	+					0	0											
III подъярус																								
Acronychia laurifolia										+	+	0	0	0										
Adina globiflora										+	+	+		0	0									
Aporusa ficifolia												+	+	0	0									
Chisocheton globosus										+	+	0	0											
Dillenia pentagyna											+	+	+	0	0									
Diospyros buxifolia									+	+	0	0												
Syzygium tinchoria												+	0											
Euphoria cinerea													+	+	+	0	0							
Ficus spp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
Garcinia benthami															+	+	0	0						
Horsfieldia glabra										+	+	0												
Knema linifolia								+	+	+	+	0	0	0										
Litsea vang				+	+	+		0	0															
Metadina trichotoma					+	+	+	0	0															
Parkia dongnaiense								+	+	0														
Polyalthia harmandii								+	+	+	+	0	+	0	+	+	0	+	0	0				
Pterospermum sp.										+	+		0	0										
Prunus arboreum									+	+	0	0	0											
Sageraea elliptica										+	+	+	0	+	0	+	0	0						
Sterculia alata				+	+	+	+	+	+	0	0													
Suregada multiflora						+	+	+	+	0	0													
Ternstroemia pseudoverticillata										+	0													
Vatica dyeri														+	+	0								
Xerospermum microcarpum										+	+	+	0	0										

	XI		XII		I		II		III		IV		V		VI		VII		VIII		IX		X	
Baccaurea sapida					+	+	+	0	0	0														
IV подъярус																								
Barringtonia cochinchinensis								+	0	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0	0	0	0		
Calophyllum dongnaiense												+	+	0	0									
Cinnamomum sp.											+	+	+	0										
Syzygium longiflora									+	+	+	+	0	0										
Eurycoma longifolia										+	+	0	+	0	+	0	+	0	0	0				
Glycosmis cochinchinensis									+	0	+	0	0											
Gomphia serrata								+	+		0	0												
Gonocaryum subrostratum									+	+	0	+	0	+	0	+	0	0	0					
Grewia sp.											+	+	0											
Ochrocarpus siamensis													+	+	0	0								
Paracleisthus siamensis													+	+	0	+	0	0						
V подъярус																								
Antidesma coriaceum	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0									+	0
Ardisia spp.						+	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0								
Breyniopsis pierre									+	+	0	+	0											
Carallia suffruticosa										+	0	+	0	+	0	0								
Clausena excavata								+	0	+	0	+	0								+	0	+	0
Euodia lepta								+	0	+	0	+	0	+	0	0								
Hedyotis capitellata	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0
Ixora coccinea								+	0	+	0	+	0	+	0	+	0							
Glochidion sp.								+	+	0	+	0	+	0	0									
Goniothalamus dongnainensis											+	0	+	0	+	0								
Lasianthus hoaensis	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0									+	0
Memecylon floribundum	+	0							+	0	+	0	+	0									+	0
Psychotria adenophylla									+	+	+	0	0											
Rinorea anguifera	0	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0								+	+
Vitex annanensis											+	+	0											
Saprosma cochinchinensis									+	0	+	0	+	0	+	0	+	0	0				+	0
Лианы																								
Acacia cf. pinnata							+	+	0	+	0	+	0	+	0	0								
Agelaea trinervis											+	+	+	0	0	0	0							
Ampelopsis castoniensis											+	+	+	+	0	0	0							
Ancistrocladus cochinchinensis									+	+	0	0	0	0										
Artabotrys fragrans										+	+	+	0	0	0	0								
Bauhinia harmandiana	+	+	+	+			0	0	0															
Caesalpinia sp.									+	0	+	0	+	0										
Calycopteris floribunda												+	+	0										
Congea vestita			+	+	0	+	0	+	0	0	0	0												
Connarus cochinchinensis												+	+	0	0									
Croton caudatus							+	+	0	+	0	+	0	0										
Dalbergia multiflora												+	+	0										
Desmos cochinchiensis				+	+	+						+	+	0	0									
Enkleia malaccensis													+	+	+	0								
Entada phaseoloides															+	+	0	0						
Fibraurea tinctoria												+	+	+	0	0								
Flagellaria indica															+	+	+	0	0					
Gmelina philippinensis															+	+	+	0	0					
Gnetum latifolium							+	+	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0	0					
Grewia astropetata															+	+	0	0						
Harrisonia perforata									+	+	+	0	+	0	0	0	0							
Jasminum anodontum								+	+	+		0	+	0	0	0								
Lasiobema cardinale																						+	+	0

	XI		XII		I		II		III		IV		V		VI		VII		VIII		IX		X	
Meladinus sp.									+	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0	0	0	0
Pterolobium macropterum												+	+	+	0	0	0	0						
Rourea mimosoides											+	+	+	0	0	0								
Smilax corbularia										+	+	0	0	0	0									
Sphenodesma pentadra						+	0	+	0	+	0													
Strychnos laurina		+	+							0	0	0												
Tabernaemontana garcinifolia										+	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0				
Tetracera loureiri										+	+	+	0	0	0									
Tetrastigma harmandii	+	+	0	0	0	0	0	0																
Toxocarpus villosus											+	+	0	0	0									
Uvaria macrophylla											+	+	+	0	0									
Vallaris heynii										+	+	0	0	0										
Ventilago calyculata					+	+	+	0	0	0														
Ziziphus cambodiana											+	+	0	0										
Лианы влажного сезона																								
Argyreia capitata																	+	+	+					
Cissus discolor																		+	+	+				
Gymnopetalum cochinchinensis																	+	+	+	+	0	0	0	0
Adenia palmata														+	+	+	+	+	0	0	0	0		
Dioscorea bulbiphera																	+	+	0	+	0	0	0	
D.trifilla																			+	+				
Vitis flexuosa																			+	+	+			

\+ — цветение; 0 — плодоношение.

реходных и влажного сезонов. Важно подчеркнуть, что в переходный к сухому и в начале сухого сезона деревья и лианы (за исключением единичных видов) не плодоносят. Соответственно, временной период с сентября-октября по февраль-март, т.е. протяженностью 5–6 месяцев, в равнинном диптерокарповом лесу характеризуется дефицитом плодов.

Показанная специфика прохождения фенофаз растениями равнинного диптерокарпового леса также подтверждает, на наш взгляд, правомерность выделения в древесном пологе определенных вертикальных составляющих — подъярусов.

4.3. Листовой опад и особенности его утилизации

Процесс формирования слоя растительного опада в равнинном диптерокарповом лесу начинается с конца ноября, когда опадают листья *Dipterocarpus dyeri* и подавляющего большинства деревьев из второго и третьего подъярусов. Постепенно опад пополняется листьями других древесных пород и лиан, как сбрасывающих листья полностью, так и частично. Основная масса опада на поверхности почвы образуется с декабря по март. При развертывании новых листовых пластинок в опад в массе поступают почечные чешуйки и прилистники. По окончании цветения на поверхности почвы наряду с листьями оказываются цветки, а затем плоды и семена растений. Общий запас плодов деревьев бывает значительным, при этом основная масса приходится на орехи диптерокарпов (2–4 т/га) и сочные костянки ирвингии (до 2 т/га). В течение влажного сезона, с мая по сентябрь-октябрь, происходит частичное опадение листьев и веток с деревьев и лиан, сбиваемых ливневыми осадками и порывами ветра. Наземные травы, эпифиты, полуэпифиты вносят незначительный вклад в формирование опада. Так, на учетных площадках единично встречались кроющие вайи папоротника *Drynaria quercifolia* и листья *Raphidophora hongkongensis.*

На рис. 17 представлена динамика листового опада под пологом диптерокарпового леса в течение года.

Перед началом влажного сезона масса опада в диптерокарповом лесу составляет 6–7 т/га. В качестве сравнения приводим некоторые данные по запасам листового опада в лесах умеренной зоны (дубравы, смешанные леса) — 4–6 т/га и тропических зон (Южная Америка, экваториальная Африка, п-ов Малакка, Южный Китай) — 7–12 т/га (Федоров, 1958; Кабанов, 1971; Постолаке, 1976; Tanner, 1980; Базилевич в соавт., 1983; Veneklaas, 1990; Whitmore, 1992; Глазовская в соавт., 1995).

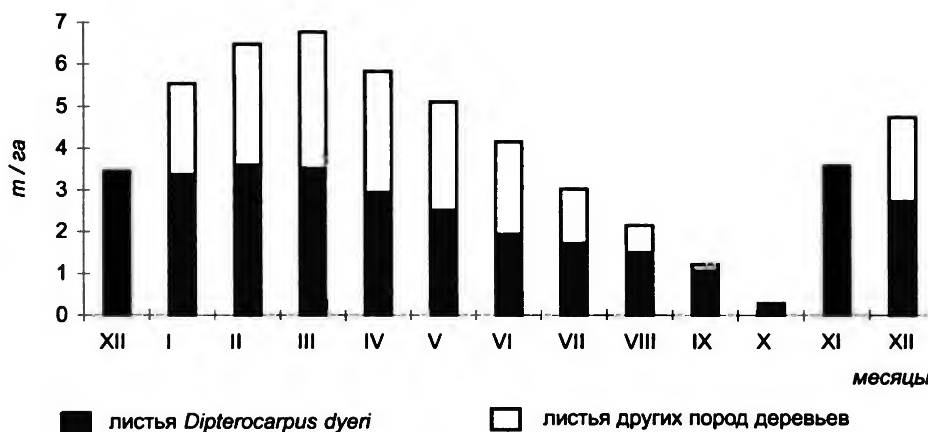


Рис. 17. Масса листового опада и его динамика в течение года (по измерениям 1993–1994 гг.).

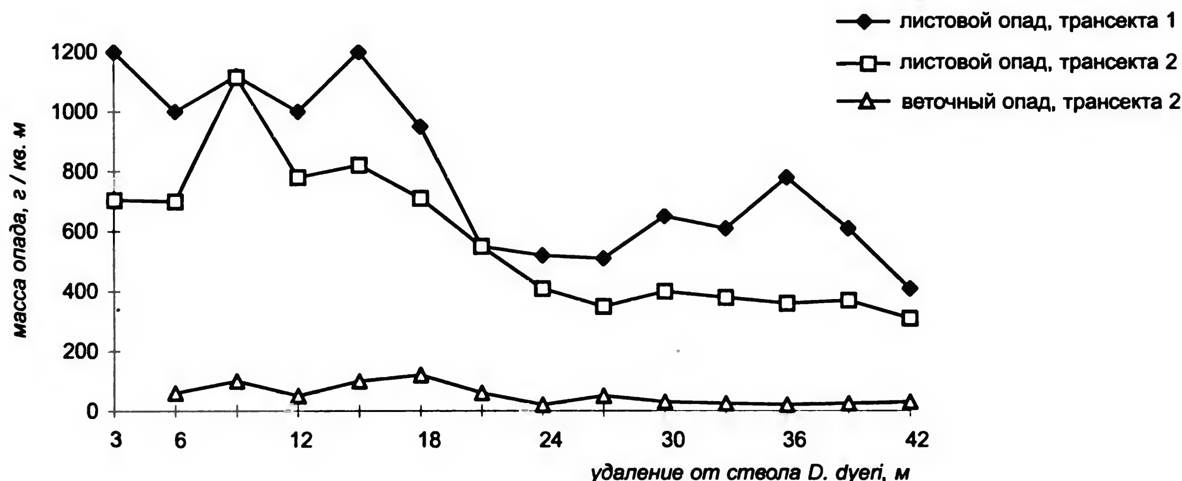


Рис. 18. Распределение растительного опада по двум разнонаправленным трансектам от ствола крупного *Dipterocarpus dyeri* (март, 1994 г.).

Опад на 80–90% состоит из листьев и, в основном, это листья *Dipterocarpus dyeri* (40–80%). Листовой опад других древесных пород не создает значительной массы, за исключением *Buchanania lucida, Irvingia malayana, Mangifera cochinchinensis, Shorea cochinchinensis.* Веточный опад по отношению к листовому по массе составляет до 10–30% (рис. 18).

Листовой опад разнороден как по таксономической принадлежности составляющих его растений, так по механическим и, очевидно, химическим свойствам листьев (Харборн, 1985). Данные химического анализа листьев опада и свежих листьев деревьев диптерокарпового леса, а также образцов почв под кронами деревьев, представлены в таблицах 7 и 8.

Суммарное количество видов деревьев и лиан, листья которых идентифицированы нами в листовом опаде, находится в пределах 40, при этом при учетах в каждом опадоуловителе, как правило, оказывались листья 12–19-ти идентифицированных видов деревьев и лиан и 2–3 видов не идентифицированных. По массе листьев доминируют обычно 1–3 вида. Чаще всего это листовые пластинки деревьев *Buchanania lucida, Mangifera cochinchinensis* (Anacardiaceae), *Dipterocarpus dyeri, Shorea cochinchinensis* (Dipterocarpaceae), *Elaeocarpus darlacensis* (Elaeocarpaceae), *Ficus* spp. (Moraceae), *Irvingia malayana* (Irvingiaceae), *Phoebe cuneata* (Lauraceae), *Sandoricum koetjape* (Meliaceae), лиан — *Parthenocissus cuspidifera* (Vitaceae), *Ancistrocladus cochinchinensis* (Ancistrocladaceae), *Bauhinia harmandiana* (Fabaceae) и некоторых других.

На рис. 19 показано соотношение листьев *Dipterocarpus dyeri* и других деревьев в опаде на трансекте, проложенной от ствола крупного *D. dyeri* на удаление до 60 м, в сухом сезоне.

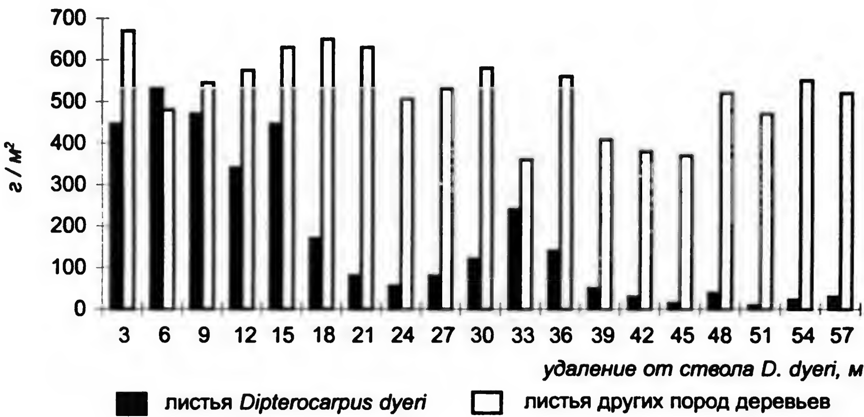
Опад покрывает поверхность почвы неравномерным слоем: больше всего листьев (80%) накапливается под кронами крупных деревьев. Так, в пределах проекции кроны взрослого диптерокарпа накапливается, по нашим наблюдениям, до 1300 г/м², на расстоянии 10–15 м от ствола — 500–600 г/м²; при удалении на 20 м и более, масса листового опада меняется в зависимости

Таблица 7
Результаты химического анализа свежих листьев и листьев из опада*

№	Характеристика образца	Содержание химических веществ, валовый %		
		N	K_2O	CaO
1	свежие листья *Dipterocarpus dyeri*	0,64	0,16	1,2
2	свежие листья *Buchanania lucida*	1,12	0,13	1,2
3	листья *D. dyeri* из опада	1,36	0,13	1,0
4	листья из опада с участием *D. dyeri*	0,78	0,13	1,2
5	листья из опада без листьев *D. dyeri*	1,04	0,08	1,0

Таблица 8
Результаты химического анализа почвенных образцов*

Место отбора	pH	K_2O подв. мг/100 г почвы	P_2O_5 подв. мг/100 г почвы	Обменные формы, мг-экв/100 г почвы			Содержание химических веществ (валовый %)		
				Ca	Mg	Ca+Mg	N	P_2O_5	K_2O
внутри проекции кроны *D. dyeri*	3,65	22,0	15,0	1,0	0,50	1,5	0,18	0,077	1,80
вне проекции кроны *D. dyeri*	4,00	22,0	24,0	1,0	0,25	1,25	0,36	0,087	1,60
на границе проекции кроны *D. dyeri*	4,25	19,0	5,0	1,5	0,25	1,75	0,24	0,072	2,40



ис. 19. Соотношение листового опада *Dipterocarpus dyeri* и других древесных пород на трансекте от ствола рупного *D. dyeri* (февраль, 1994 г.).

распределения крупных деревьев по террито- и: от единичных листьев — 20–30 г/м² до 100- 0 г/м². Непосредственно под кроной деревьев стовой опад имеет высоту 12–15 см и образо- н, как правило, 3–4-мя слоями листьев. Круп- е диптерокарпы, стоящие на расстоянии 20- м друг от друга, имеют соприкасающиеся и же перекрывающиеся зоны опада, при средней ссе листового опада 400–550 г/м².

Листовой опад других деревьев и лиан со- вляет в среднем 530 г/м². Таким образом, в нинном лесу приблизительно половина обще- го запаса листового опада представлена опадом *Dipterocarpus dyeri*.

В связи с муссонным климатом южного Вьетнама, продолжительными сухим и влажным сезонами, в утилизации листового опада имеется несколько специфических моментов.

Как было уже замечено, основной запас листового опада формируется на поверхности почвы в течение сухого сезона, во время которого выпадают редкие осадки интенсивностью 4–6 мм (редко 10 мм). В апреле частота дождей и их интенсивность несколько увеличиваются. При таком режи-

имический анализ образцов проведен к.б.н. И.Н. Кургановой

ме выпадения осадков листовой опад почти не подвергается каким-либо внешним изменениям. Только изредка после дождя на мягких прилистниках и почечных чешуйках, хорошо впитывающих влагу, можно наблюдать появление плодовых тел мелких сапротрофных грибов. При этом значительное количество плодовых тел грибов отмечается на остатках прошлогоднего опада — фрагментах листовых пластинок, черешках и главных жилках листьев, где в массе появляются плодовые тела грибов *Marasmius* sp. и *Mycena* sp. Так, на черешке диптерокарпового листа (длина черешка — 4 см, диаметр — 6 мм) через 14 часов после выпадения осадков (6 мм) появилось 12 плодовых тел *Marasmius* sp. (высота ножки — 2–2,5 см, диаметр шляпки — 2–3 мм).

Активная переработка листового опада начинается только в апреле-мае, после первых многочасовых (от 2 до 13 часов) дождей, стимулирующих интенсивную фуражировку термитов в листовом опаде.

Следует сказать, что термиты питаются отмершей древесиной и опавшими листьями растений. Отдельные группы термитов специализируются на потреблении листового опада, другие — на питании древесиной, третьи чередуют поедание листьев в опаде и древесины. Существуют группы, осваивающие скелетные корни деревьев. Термиты, питающиеся древесиной, подразделяются также на несколько групп: одни поедают сухую древесину, вплоть до построек человека, другие — свежую древесину упавших деревьев. Термиты в тропиках чрезвычайно обильны, но в зависимости от климатических, орографических и эдафических особенностей определенного лесного массива, на его территории будут преобладать те или иные группы термитов.

Продолжительный сухой (или малодождный) сезон, равнинный рельеф, хорошо развитые почвы с подстилающим дренажным слоем и значительный запас листового опада определили преобладающее развитие в рассматриваемом лесном массиве Ма Да групп термитов, строящих земляные гнезда. В основном эти термиты имеют смешанный тип питания и, в зависимости от складывающихся условий, отдают предпочтение листовому опаду или древесине. Наиболее массовыми и специализированными в потреблении опада являются термиты из родов *Macrotermes* и *Odontotermes* (Кузнецов, Беляева, 1998). Реже в поле нашего зрения попадали другие термиты (роль которых в переработке лесной мортмассы по сравнению с Macrotermetidae менее значима).

Фуражировочная активность термитов определяется как условиями, в которых протекает процесс питания, такими как время года и ночные температуры воздуха, так и требованиями к пище, среди которых: влажность субстрата, плотность листьев в опаде, размер листовых пластинок, механическая прочность тканей, содержание специфических химических веществ в тканях листьев и древесине, а также степень освоенности этих субстратов почвенными грибами. Если грибной мицелий обилен в слое листового опада, — к такому опаду у термитов интереса нет. Большинство почвенных грибов выделяет в процессе жизнедеятельности различные химические вещества, в том числе и антибиотики, что ставит их в антагонистические отношения с термитами и даже дождевыми червями. Удел термитов в таких лесах — древесина.

Наиболее предпочитаемыми для термитов, как показали наши наблюдения на учетных площадках (при разборе листового опада) и эксперименты по выкладыванию листьев различных деревьев и лиан, являются листовые пластинки следующих деревьев: *Barringtonia cochinchinensis, Dipterocarpus dyeri, D. turbinatus, Buchanania lucida, Irvingia malayana, Polyalthia* sp., *Pterospermum* sp., *Sageraea elliptica, Scaphium lychnophorum, Shorea cochinchinensis, Tarrietia javanica,* а также лиан: *Ancistrocladus cochinchinensis, Desmos* sp., *Fibraurea tinctoria, Parthenocissus cuspidifera, Uvaria* sp.; менее предпочитаемы листья *Aporusa biciflora, Mangifera cochinchinensis, Sandoricum koetjape.* Листья представителей семейств Clusiaceae, Lauraceae и Moraceae термиты почти не используют в пищу.

Питаются термиты преимущественно в сумеречно-ночное время, с восходом солнца спеша укрыться в земляных гнездах. Первые группы насекомых выходят на фуражировку в 4 часа пополудни, когда лучи солнца едва скользят по поверхности листового опада. Под лесным пологом полумрак, освещенность составляет не более 200 lx. Из гнезда к месту фуражировки проложен подземный ход — тоннель диаметром 10–15 мм, вход в который насекомые, закончив питаться, заделывают почвой. Протяженность тоннеля достигает от 2 до 5 м — на большем удалении от гнезда термиты не отмечены. Мы наблюдали, как рабочие особи *Macrotermes* выходили на фуражировку и концентрировались на участке площадью 2–4 $м^2$ (плотность насекомых на субстрате составляла 2–3 особи на $1 см^2$). Питаясь, термиты обгрызают лист с краев или соскабливают ткани листа, формируют комочек диаметром 2–3 мм и уносят его в гнездо. Суточная продолжительность питания — в пределах 12 часов. На следующий вечер термиты могут не возвратиться на прежнее

место кормежки, постепенно осваивая территорию вокруг гнезда в радиусе 5–7 м.

В период сухого сезона термиты почти не выходят на поверхность, за исключением редких моментов после выпадения осадков. Тогда термиты начинали питаться спустя час — полтора после дождя, не дожидаясь сумерек. Питание в дневное время суток сопряжено с большой опасностью со стороны крупных (до 15–18 мм) и агрессивных муравьев (*Oecophylla* cf. *smaragdina*). Если рабочий термит вышел за пределы зоны охраняемой солдатами, его мгновенно атакуют муравьи. На крупного солдата-термита с разных сторон нападает несколько муравьев, основной методический прием которых — захватить и растянуть термита за конечности, пользуясь тем, что угол поворота головы в сторону у него сильно ограничен. Вот так и перемещают бедолагу к муравьиному гнезду впятером или вшестером. Термит в это время беспрестанно рассекает воздух челюстями. Если кто из муравьев окажется на пути — будет разрезан мгновенно. Товарищи «по взводу» к попавшему в беду собрату не спешат, взаимовыручка чужда термитам. Поэтому появление термитов на поверхности в дневное время объясняется насущной необходимостью пополнить «кладовые», начав питаться в привычное сумеречное время, они иногда задерживаются на поверхности до полудня следующего дня.

С выпадением регулярных осадков жизнь термитов входит в нормальную колею: выход в сумерках — возвращение с рассветом. Листья *Dipterocarpus dyeri* преобладают в опаде и теряют механическую прочность постепенно. Хорошая аэрированность слоя опада, прочность тканей и наличие у листьев воскового слоя препятствуют развитию грибной флоры, поэтому длительное время (4 месяца — с апреля по июль) у термитов нет конкурентов в потреблении листьев. Из большого числа растений диптерокарпового леса только несколько видов деревьев и лиан имеют листовые пластинки, длительное время сохраняющие в опаде пищевую привлекательность для термитов. Это — *Ancistrocladus cochinchinensis* (Ancistrocladaceae), *Desmos* sp., *Uvaria* sp. (Annonaceae), *Dipterocarpus dyeri, D. turbinatus* (Dipterocarpaceae), *Mangifera cochinchinensis* (Anacardiaceae), *Parthenocissus cuspidifera* (Vitaceae), *Pterospermum* sp., *Tarrietia javanica* (Sterculiaceae). К концу июля — началу августа, когда многие листья теряют прочность и истончаются, на них поселяются грибы. Несмотря на то, что в опаде встречаются листья, сохраняющие прочность тканей, интерес насекомых к ним снижается, уступая место древесине веток и стволов, а также, в меньшей степени, — плодам диптерокарпов. Термиты разрушают покровы ореха, не затрагивая эндосперма, и съедают крыловидные выросты. Обнажившийся эндосперм загнивает и плоды выбывают из претендентов на прорастание. Иногда термиты питаются покровами уже проросшего ореха.

Заметный спад активности термитов наблюдается в августе — когда выпадает максимум осадков, и к этому времени опад переходит во власть грибов. В сентябре-октябре, с уменьшением выпадающих атмосферных осадков и подсыханием опада, а также пополнением его за счет некоторого количества свежих листьев и сухих, ранее зависших в кронах, насекомые вновь начинают проявлять интерес к листовому опаду.

Термиты часто покрывают объект питания земляной лепкой, для этого они наносят на него тонкий (до 1 мм) слой почвенного материала, скрепленного выделениями слюнных желез насекомых. В лепку, в основном, вовлекаются листья, плоды и ветки, соприкасающиеся с почвой. В результате объекты питания термитов оказываются покрытыми тонкой, легко разрушаемой при механическом воздействии (в частности, капель дождя) глинистой корочкой желтовато-коричневого цвета. Лепка защищает термитов от солнечного освещения, способствует сохранению влажности субстрата и скрывает от врагов. Появление первых земляных лепок приходится на конец сухого сезона, массовое отмечается во влажном сезоне, когда значительная часть нижних листьев в опаде покрывается слоем из почвенных частиц. Лежащие на поверхности почвы единичные листья, по нашим наблюдениям, в меньшей степени привлекательны для термитов, в отличие от листьев в многослойном опаде. На участках леса, где слой листового опада мощнее, земляные лепки возникают чаще. Количество почвы, которое насекомые изымают из гумусового слоя и выносят на поверхность, достигает на отдельных участках от 70 до 200 г на 1 $м^2$. Разрушаемые дождями земляные лепки термиты нередко восстанавливают. После разрушения лепок почва с дождевой водой поступает в виде суспензии в гумусовый горизонт и частично задерживается на листовых пластинках. Последнее оказывает благоприятное воздействие на развитие сосущих и микоризных корней в листовом опаде. Термиты выполняют работу дождевых червей, совершая оборот гумусового слоя.

На рис. 20 представлена динамика массы листового опада в течение года на учетных площадках на трансекте, проложенной на удаление 30 м от ствола крупного *Dipterocarpus dyeri.*

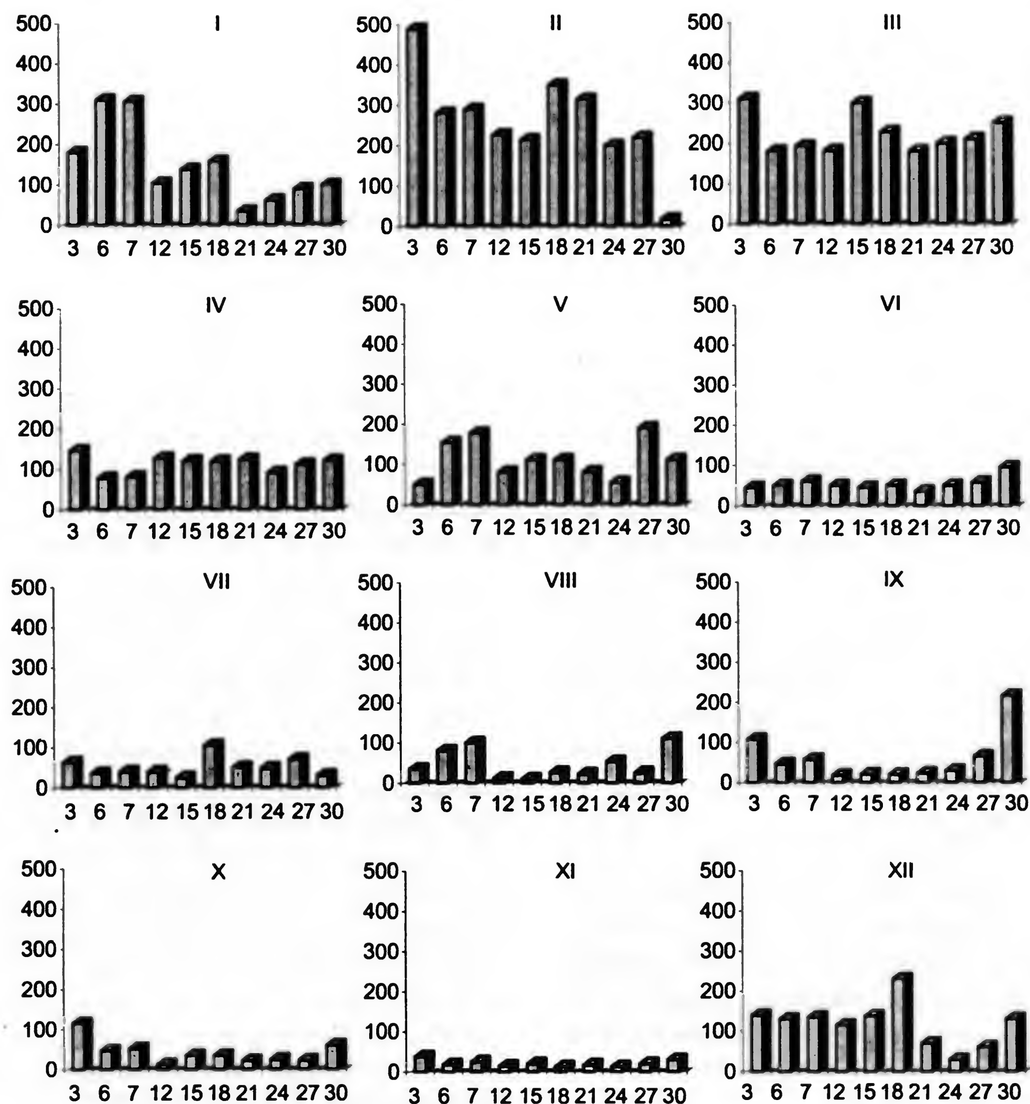


Рис. 20. Динамика массы опада в течение года (по измерениям 1994 г.) на учетных площадках, расположенных на трансекте протяженностью 30 м, проложенной от ствола *Dipterocarpus dyeri*. По оси ординат: масса, г / м^2; по оси абсцисс: удаление от ствола, м.

Основополагающее значение растительного опада в естественных формациях и в тропических лесах, в частности, заключено в обеспечении и поддержании круговорота химических соединений и элементов в системе почва — вода — растение. Исходя из этого, наиболее привычное для нас значение опада состоит в снабжении растений питательными веществами.

Важную роль играет листовой опад и в предохранении поверхности почвы в сухой сезон от чрезмерного перегрева и иссушения. Как было уже отмечено выше, на протяжении всего года температура почвы с глубины 20 см постоянна и равна 26°С, в то время как на поверхности опада в отдельные периоды достигает 30–34°С. Температура внутри слоя опада и на поверхности почвы под опадом в дневное время на 2–4°С ниже, чем на поверхности опада, в ночные и утренние часы, наоборот, выше на 1–3° С.

Другая особенность опада связана с его способностью перехватывать часть осадков и в течение последующих 3–4-х дней после дождя сохранять повышенную влажность, что особенно важно во время сухого сезона при выпадении осадков небольшой интенсивности. Так, атмосферные осадки интенсивностью до 6 мм полностью перехватывается слоем листового опада. Отдельные листья в опаде благодаря чашевидной изогнутости их поверхности накапливают и сохраняют в течение нескольких дней до 20 мл воды. При осадках в 10 мм происходит смачивание почвы до глубины 1 см.

Начиная с середины июня, когда происходит стартовая влагозарядка почвенной толщи, листовой опад начинают осваивать сосущие корни древесных растений. Для развития корней важна умеренная температура, повышенная влажность и хорошая аэрированность субстра-

та — этим условиям отвечает внутренний слой опада.

Листовой опад предохраняет поверхность почвы от капельной эрозии и, в некоторой степени, от поверхностного перераспределения дождевой воды (плоскостного стока или переноса).

В листовом опаде в течение всего года обитают различные, часто только ему присущие, животные. Непосредственно с опадом связаны многие пресмыкающиеся (ящерицы мабуи, змеи), земноводные, паукообразные (пауки, скорпионы), ракообразные (мокрицы), двукрылые (на личиночной стадии), крупные сколопендры и кивсяки, птицы (тимелии, фазаны, куры), добывающие себе в опаде корм и способные перемещать (ворошить) клювом опавшие листья. В диптеро
повом опаде обитают прямокрылые — кру
до 7–8 см длиной саранчовые кобылки, имею
криптическую окраску тела в тон листьев о
В апреле-мае на поверхности опада в масс
являются темно-окрашенные мелкие хиш
жуки-скакуны и крупные кивсяки. С серед
июня в опаде начинают встречаться дожд
черви. Основная масса коллембол и других
чвенных членистоногих появляется в опаде т
ко к концу августа — в сентябре, когда опад
значительно разрушен. Дождевые черви пок
ют слой опада в октябре, уходя в верхние
почвы, затем концентрируясь в почвах глини
линз, где и пережидают сухой сезон.

ГЛАВА 5. ХАРАКТЕРИСТИКА ГЛАВНОЙ ДРЕВЕСНОЙ ПОРОДЫ МАССИВА МА ДА — *DIPTEROCARPUS DYERI* PIERRE

5.1. Морфологическая и экологическая характеристика

Главная древесная порода массива Ма Да — *Dipterocarpus dyeri* достигает высоты 50–55 м, диаметра ствола 100–140 см и более (найдены пни спиленных деревьев диаметром 240–280 см). Радиус кроны составляет 12–14 м, высота основания кроны — 30–35 м, диаметр ствола у основания кроны 80–90 см. В кроне имеется до 5 главных скелетных ветвей, диаметром 30–50 см, длиной — до 14 м. Форма кроны у молодых деревьев треугольная или шаровидная, у старых — овально-уплощенная. Объем ствола взрослых деревьев может достигать 25–30 м^3, вес — 30 тонн, при общем весе дерева — 35–40 тонн. Листья — простые, овальные, плотные, глянцевые с толстым восковым слоем, цельнокрайние, край листа волнистый. Черешок и нижняя поверхность листовой пластинки мелко густо опушены. Длина листа 20–25 см, ширина — 9–14 см. В зависимости от расположения на дереве параметры листьев изменяются: площадь световых листьев составляет 250–280 см^2, теневых — 340–380 (440) см^2. Сухой вес листа — 2–3,3 г. Листорасположение очередное. Новые листья формируются только на побегах текущего года, листья предыдущего года в кроне не сохраняются. Длина побегов 4–7 см, диаметр 8–12 мм, число листьев на побеге от 3 до 8. В месте прикрепления последних трех верхних листьев побег в сечении имеет треугольную форму. Соцветия пазушные, длиной 12–20 см, количество цветков в соцветии — до 12. Цветки крупные, 6–8 см в диаметре, зигоморфные, венчик из пяти лепестков длиной по 4–5 см, шириной по 1–1,2 см, окраска венчика от белой до светло-розовой или кремовой. Плод — орех с двумя крыловидными выростами. Диаметр ореха 3–5 см, длина крыловидных выростов колеблется от 12 до 22 см при ширине 1,8–3,5 см. Эндосперм плода защищен плотной внешней оболочкой толщиной 2–4 мм, вес орехов от 20 до 50 г.

Предпочитаемые места произрастания *Dipterocarpus dyeri* — плакорные хорошо дренированные участки. Выдерживает также временное затопление в понижениях рельефа. Может расти по краям затапливаемых во влажный сезон понижений на границе глеевых и ферралитных почв.

Диптерокарпы формируют корневую систему, состоящую из сети вертикальных и поверхностных корней. Первые осваивают почвенную толщу до глинистых слоев и снабжают деревья в течение всего года водой и минеральными элементами. Вторые, развиваются в верхних слоях почвы и в растительном опаде в границах проекции кроны дерева и снабжают деревья питательными веществами в течение влажного сезона.

Сбрасывание листьев диптерокарпами начинается в третьей декаде ноября, иногда — в первой декаде декабря. Первыми сбрасывают листья молодые деревья, растущие на открытых участках и имеющие меньший объем кроны. Через 4–6 дней после них начинается листопад у более крупных деревьев. Полная смена листьев отмечается у деревьев, достигших уровня второго подъяруса. Такие деревья имеют высоту не менее 20 м, диаметр ствола 20–24 см и радиус кроны 3–4 м. Подрост *D. dyeri*, находящийся в нижних (III–IV) подъярусах в условиях значительного затенения, сбрасывает листья частично. Опадение листьев у подроста происходит преимущественно из нижней части кроны. Листья на нижних скелетных ветках держатся 3–4 года. Растения высотой 1–3 м не сбрасывают листья в течение 3–5 лет. Если верхняя часть кроны *D. dyeri* вышла из нижних плотных подъярусов (высота 18–20 м) и не полностью затеняется соседними деревьями, то листья опадают лишь с освещенной части кроны, а из частей кроны, находящихся внутри лесного полога, опадения листьев не происходит. По нашей приблизительной оценке, *D. dyeri* впервые полностью меняет листья в возрасте 60–80 лет. Тогда же происходит и первое цветение.

Появление молодых листьев, как было уже сказано в Главе 4 (Феноритмика ...), следует сразу за листопадом и спустя 3–4 дня после опадения старых листьев появляются новые. Листья у деревьев высотой 30–40 м, с радиусом кроны — 5 м полностью восстанавливаются через 10–12 дней с момента начала листопада. Более крупные деревья высотой 50 м, с радиусом кроны 12–14 м теряют листья постепенно, особенно, если они образуют группы или два дерева соприкасаются кронами. Процесс опадения листьев у таких деревьев растягивается на 7–10 суток, восстановление листьев завершается через 18–20 дней с начала листопада.

Одновременно с началом формирования листьев новой генерации, взрослые экземпляры *D. dyeri* вступают в фазу цветения, которая продолжается 6–9 дней. Во время цветения деревьев час-

то наблюдается опадение цветков, поврежденных насекомыми и птицами (попугаями — *Psittacula alexandri*). Стаи последних способны за короткое время уничтожить до 70% завязей (в течение 2–3 дней, кормясь обычно с 5 до 6 часов утра).

5.2. Плодоношение, рассеивание и прорастание плодов

Плоды у *D. dyeri* созревают в течение 3–3,5 месяцев; полное созревание приходится на последние месяцы сухого сезона — март-апрель. В зависимости от состояния дерева и погодных факторов семенная продуктивность *D. dyeri* может различаться по годам: так, в 1989 г. в кроне дерева высотой 53–55 м (радиус кроны 12–14 м) сформировалось приблизительно 500–700 орехов, в 1991 г. это дерево (как и другие диптерокарпы) не плодоносило из-за того, что листья новой генерации в декабре 1990 г. были уничтожены гусеницами волнянки, в 1993 г. развилось не более 100 и в 1994 г. — 300–400 орехов.

Плоды образуются на побегах последнего года и распределяются по периферии кроны в 1,5-метровом слое. Внутри кроны формируются лишь единичные плоды. Число жизнеспособных плодов существенно снижается за счет повреждения почти зрелых орехов попугаями. Так, в начале марта 1993 г., когда плоды диптерокарпа достигли 70–80%-й спелости, было отмечено их массовое опадение, при этом внешняя оболочка была повреждена и частично или полностью был выеден эндосперм. По-видимому, это связано с тем, что созревание плодов у *D. dyeri* по времени совпадает с началом гнездового сезона у попугаев, а в этот период птицам необходим энергетически богатый корм. Обладая мощным клювом, способностью удерживать и обрабатывать плоды, попугаи отделяют орехи диптерокарпов от плодоножки, разрушают еще не прочные внешние покровы и выедают эндосперм (полностью или частично). Иногда птицы только обнажают участок эндосперма и прекращают питание, в отдельных случаях — сорвав орех — роняют его, с «интересом» наблюдая за полетом плода. Такое поведение попугаев позволяет предположить, что они с эстетическим удовольствием созерцают траекторию падения динамично вращающихся орехов. На один плод с полностью выеденным эндоспермом приходится 3–4 плода в различной степени поврежденных, в том числе со следами неудачных попыток вскрыть оболочку ореха.

Попугаи способны уничтожать, по нашим оценкам, до 50–80% урожая плодов отдельных экземпляров *D. dyeri*. При этом птицы питаются избирательно, преимущественно в кронах молодых диптерокарпусов высотой 20–25 (30) м, орехи которых, имеют вес 10–20 г (против 30–50 г у крупных деревьев). Вес эндосперма у таких плодов — 3–5 г, толщина внешней оболочки — 1,8–2,3 мм. По нашим наблюдениям, попугаи, как правило, не повреждали плоды на крупных диптерокарпусах, орехи которых массивнее, чем у молодых деревьев и толщина оболочки достигает 2,5–4,0 мм. Однако, поскольку плоды в кронах крупных диптерокарпусов дифференцированы по весу, размеру и срокам достижения спелости, всегда существует некоторое количество орехов, еще не сформировавших плотные покровы.

Плоды *Dipterocarpus* spp., *Hopea* spp. и *Shorea* spp. в пищевом отношении являются одними из самых ценных по сравнению с плодами других древесных пород диптерокарповых лесов (Ashton, 1988).

При постоянной выборке, в процессе приисковых рубок, наиболее крупных экземпляров диптерокарпусов высотой 40–50 м степень воздействия попугаев на более молодые деревья будет возрастать. Очевидно, что значительное изъятие плодов *D. dyeri* неблагоприятно скажется на естественном возобновлении этой породы.

Зрелыми орехами диптерокарпов активно питаются белки, срывая их как в кроне деревьев, так и собирая с поверхности почвы. Кроны наиболее крупных деревьев посещаются белками эпизодически. В основном сильно страдают молодые плодоносящие деревья. На поедание содержимого одного ореха затрачивается, как правило 3–4 минуты. Обычно белки на треть выедают эндосперм ореха, предварительно отделив крыловидные выросты. Иногда эндосперм поедается полностью. В редких случаях упавшие из кроны погрызенные плоды вторично подбираются белками с поверхности почвы или листового опада.

Выбор белками плодов, лежащих на поверхности почвы (опада) происходит, по всей видимости, случайно. При этом в первую очередь изымаются орехи, находящиеся в непосредственной близости (20–30 см) от стволов деревьев, — до них белка может дотянуться, не спускаясь на поверхность почвы или опада. Животные с легкостью разрушают плотные сухие покровы крупных орехов. В качестве эксперимента нами были выложены 10 крупных неповрежденных плодов вокруг основания ствола случайно выбранного дерева. Через 12 часов (в течение дня) 8 орехов оказались в разной степени поврежденными, но не растащенными.

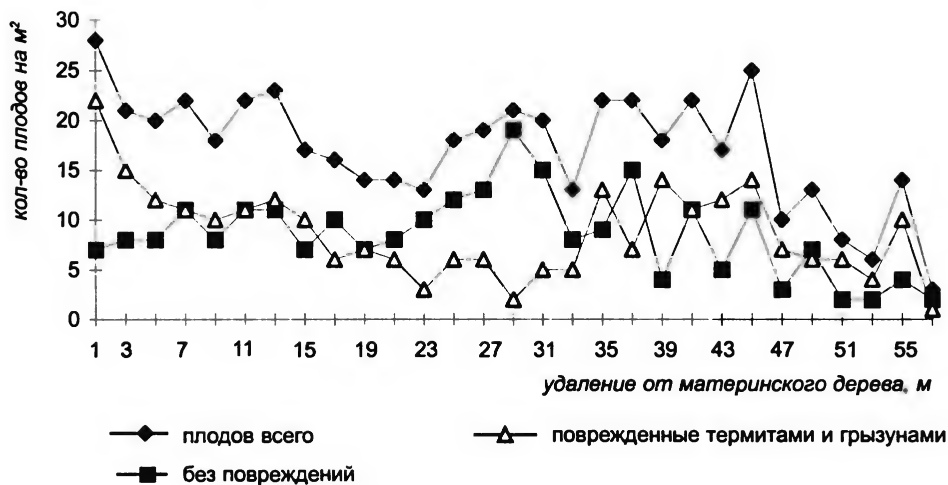


Рис. 21а. Повреждаемость плодов *Dipterocarpus dyeri.*

Отыскав подходящий орех, белка захватывает его за крыловидный вырост и затаскивает на ствол или в крону дерева. Затем, удерживая плод передними лапами, скусывает крыловидные выросты, разрушает оболочку ореха и выедает эндосперм. Одновременно в поле зрения обычно находятся до трех кормящихся животных. Белки поедают орехи диптерокарпов на протяжении трех месяцев — с середины марта до середины июня, т.е. до момента их прорастания. В июле нами были отмечены случаи поедания уже проросших орехов.

Орехи, достигшие полной спелости (март-апрель), отделяются от плодоножки и рассеиваются вокруг материнского дерева. Строение их таково, что с момента отделения от плодоножки они приобретает вращательный момент, направленный по- или против часовой стрелки. Плодолистики под воздействием центробежной силы опускаются к ореху и образуют подобие пропеллера. Такая конструкция приводит к уменьшению вертикальной составляющей скорости движения ореха, и, за счет вращения, способствует перемещению его также и в горизонтальной плоскости. Скорость и продолжительность перемещения плода по горизонтальной составляющей определяют удаление его от материнского дерева.

В ходе наблюдений за разлетом орехов из кроны крупного диптерокарпа высотой 55 м (имеющего крону радиусом 12–14 м и протяженностью 21 м) и эксперимента по сбрасыванию плодов с 10-метровой лестницы нами установлено, что разлет орехов происходит по дуге с закручиванием по часовой или против часовой стрелки. Из кроны диптерокарпа с высоты 30 м, плод опускается до поверхности почвы в течении 10–12 секунд. При полете происходит горизонтальное смещение на 3 м на каждые 10 м высоты. Итоговое смещение составляет от 9 до 11 м. Необходимо заметить, что плоды из верхней части кроны начинали свободный полет только миновав нижние скелетные ветви. Кроны деревьев II подъяруса, растущих в непосредственной близости от диптерокарпусов, также затрудняли разлет его плодов.

Нами установлено, что 60–70% орехов распределяется в зоне, ограниченной проекцией кроны материнского дерева, 25–30% плодов удаляются за ее границы. По-видимому максимальная дальность при разлете составляет 30–35 м от ствола дерева. Такое удаление плодов может объясняться временным (случайным) усилением ветра на уровне крон плодоносящих деревьев, а также особенностями строения крыловидных выростов орехов. Приблизительно 3% плодов *D. dyeri* не достигают поверхности почвы, зависая в кронах деревьев и лиан. Наибольшее количество зависших плодов (10–15%) наблюдалось вокруг одиночно растущих диптерокарпусов, стволы которых были охвачены плотным кольцом из крон деревьев подчиненных подъярусов.

На рис. 21а показано распределение плодов *D. dyeri* по поверхности почвы на трансекте, соединяющей два крупных диптерокарпа. Как следует из графика, рассеивание плодов происходит на значительное удаление от материнского дерева. Орехи относительно равномерно рассеяны между плодоносящими деревьями, стволы которых удалены друг от друга на 57 м (радиусы крон деревьев 12 м и 15 м). Небольшое увеличение количества плодов наблюдается на расстоянии 30 м (от ствола первого дерева), — здесь перекрываются зоны разлета орехов обоих деревьев. Уменьшение числа плодов в непосредственной близости от ствола одного из диптерокарпов (на схеме — правого) объясняется наличием плотного полога из крон деревьев и лиан (в промежутке высот 6–12 м), перехватывающих опадающие плоды.



Соцветие *Barringtonia cochinchinensis* — дерева из нижних подъярусов диптерока
30 см



Цветок *Dillenia ovata* диаметром 14 см



Листовой опад *Dipterocarpus dyeri*, видны опавшие цветки и почечные чешуйки



Соцветия лианы *Sphenodesma* sp.



Соцветие *Forrestia mollissima* в лесном "окне", влажные местообитания



Крупное травянистое растение *Clerodendrum paniculatum* на обочине лесной дороги



Цветущая *Pavetta* sp.— дерево в нижнем подъярусе

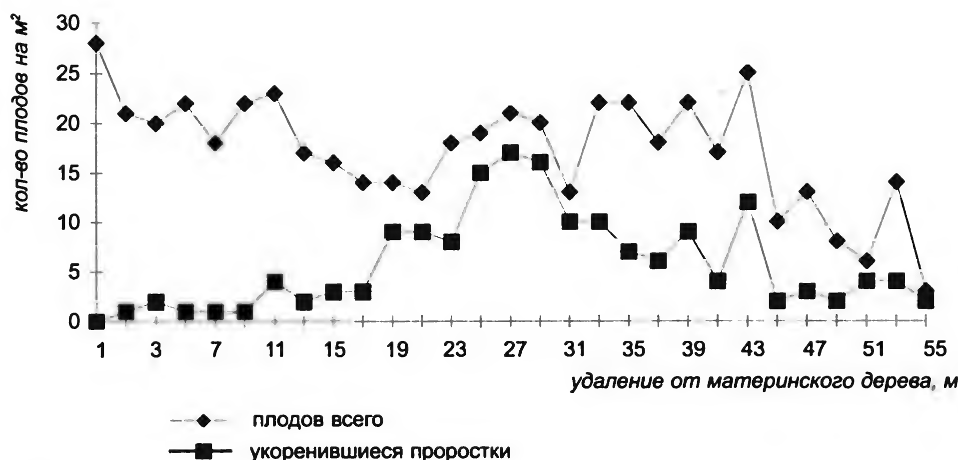


Рис. 21б. Успешно укоренившиеся проростки *Dipterocarpus dyeri*.

Полновесные, без видимых повреждений, орехи (рис. 21а) составляют приблизительно 50% от их общего количества, они относительно равномерно распределены между деревьями.

Плоды, отделившиеся от дерева и достигшие поверхности почвы, нередко повреждаются термитами, при этом в переработку вовлекаются как здоровые, спелые плоды, так и уже поврежденные на дереве и не способные к прорастанию. По нашим наблюдениям, 10–20% плодов повреждается термитами. В первую очередь, насекомые повреждают плоды, соприкасающиеся с поверхностью почвы. Это относится к плодам, в месте падения которых слой листового опада древесных пород незначителен по мощности или отсутствует. Орехи, упавшие на слой листового опада в пределах границы кроны материнского дерева, значительно реже повреждаются термитами, здесь, однако, их чаще повреждают белки и фазаны. Повреждаемость орехов белками, фазанами и термитами выше в непосредственной близости от ствола плодоносящего дерева и постепенно уменьшается с удалением от него, вновь увеличиваясь с приближением к стволу другого диптерокарпа (приведены суммарные данные, поскольку на многих плодах одновременно имелись различные повреждения).

Количество успешно укоренившихся проростков (рис. 21б) минимально в зоне проекции кроны материнского дерева и постепенно увеличивается с удалением от ствола, наибольшее количество нормально укоренившихся проростков приходится на среднюю часть межкронового пространства соседних диптерокарпов. Успешно укореняются, по нашим наблюдениям, проростки, которые находятся вне пределов проекции кроны диптерокарпа, т. е. на удаление 20-ти и более метров от ствола дерева. Непосредственно под кроной материнского дерева, в связи с формированием здесь наиболее мощного слоя листового опада, создаются самые неблагоприятные условия для укоренения проростков.

К июню, когда происходит массовое прорастание плодов, опавшие листья диптерокарпов еще сохраняют значительную механическую прочность, и корни проростков не могут пробить слой листового опада, чтобы достичь поверхности почвы и укорениться. В связи с этим под кроной в радиусе 14–16 м от ствола материнского дерева, наблюдается массовое отмирание проростков. Основная причина гибели заключена в подсыхании первичного корня в процессе укоренения.

Из-за подсыхания первичного корня также гибнут сеянцы, проросшие в конце сухого сезона. Выпадающие в это время осадки интенсивностью до 9 мм с частотой 1–3 (4) раза в месяц увлажняют почву на глубину до 5 см. В слое листового опада, в выгнутых листовых пластинках, прикрытых сверху другими листьями, в течение 6–8 дней с момента выпадения осадков сохраняется дождевая вода (20–30 мл). Влажность воздуха внутри опада и над ним повышается до 95–98%. По-видимому, такие микроклиматические условия внутри слоя листового опада провоцируют прорастание мелких плодов *D. dyeri* весом до 20 г, но сухая и плотная почва под опадом не дает возможность проросткам укорениться.

5.3. Стадии развития *Dipterocarpus dyeri*

Мы намеренно не употребляем термин онтогенез, так как имеющийся у нас материал не в полной мере отвечает необходимым требованиям для рассмотрения именно онтогенеза этой древесной породы.

Проростки диптерокарпов подвергаются многим неблагоприятным воздействиям. До 70% укоренившихся сеянцев погибает в течение первых двух сухих сезонов. Потомство одного дере-

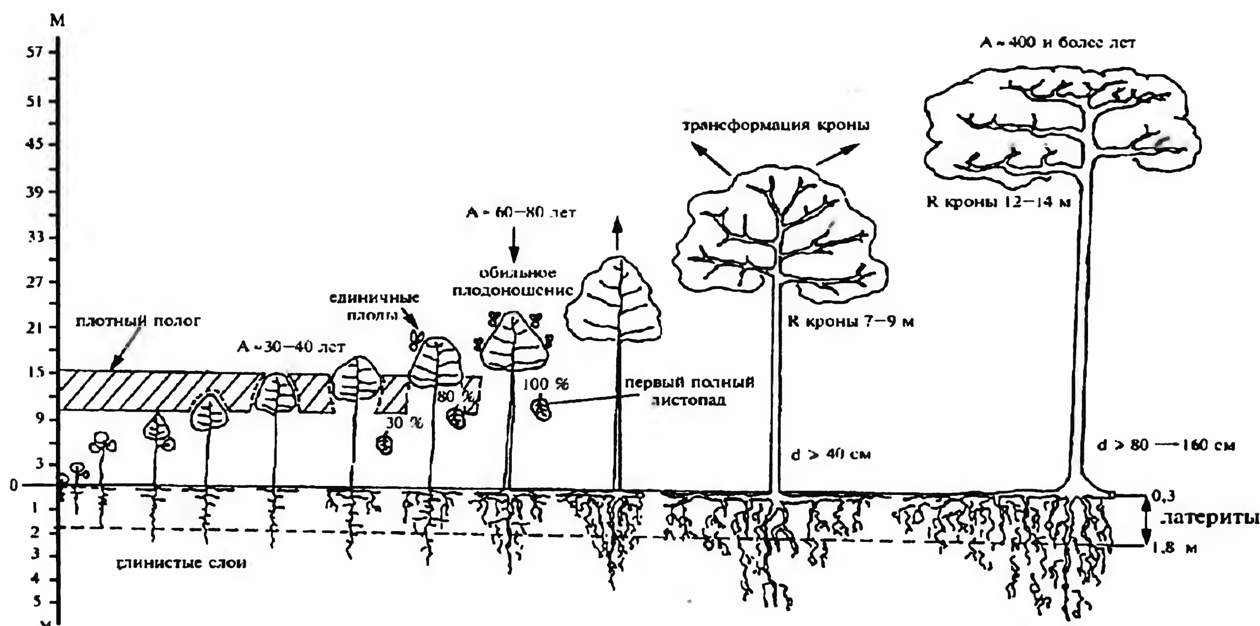


Рис. 22. Схема этапов развития *Dipterocarpus dyeri.*
/// — сомкнутая часть древесного полога, 30 % — неполная (30%) смена листьев, 100 % — первая полная смена листьев, — вступление в генеративную фазу, A — возраст, R — радиус, d — диаметр.

Моноподиальный характер роста у диптерокарпов сохраняется до достижения растениями высоты 35–40 м. После этого часто отмечается перестройка конфигурации кроны: вершина разделятся на две скелетные ветви почти равного диаметра (12 и 15 см), уменьшается прирост деревьев в высоту, наращивается масса кроны, увеличивается радиальный прирост ствола. Ежегодный прирост деревьев в высоту стабилизируется — у боковых скелетных ветвей — 6–8 см, у лидирующей верхушечной ветви — 20–30 см. С момента разделения вершины на две скелетные ветви их вертикальные приросты постепенно уменьшаются, становясь равными приростам боковых скелетных ветвей. При достижении деревьями высоты 45–47 м верхушечный прирост составляет 7–10 см. Форма кроны из треугольной трансформируется в округлую, радиус кроны увеличивается до 10–12 м, протяженность кроны по стволу составляет 15–20 м. Средний диаметр ствола у деревьев высотой 45 м достигает 76 см, при увеличении высоты на следующие 2 м диаметр возрастает на 11 см. Деревья высотой 55 м имеют диаметр 120 см, т.е. приращение в высоту на 10 м сопряжено с увеличением диаметра на 50 см. Максимальный, отмеченный нами, диаметр стволов живых *D. dyeri* составлял 220 см (фрагменты стволов такого же диаметра мы наблюдали на складе заготовленной древесины).

Продолжительность жизни *D. dyeri*, по нашим косвенным оценкам, находится в пределах 400–500, возможно 600 лет — в изучаемом лесном массиве это наиболее долго живущая порода.

ГЛАВА 6. ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАСТЕНИЙ В ДИПТЕРОКАРПОВОМ ЛЕСУ

Важным вопросом познания структуры и функционирования леса является выявление особенностей вертикального распределения растений разных жизненных форм. При рассмотрении структуры лесного сообщества его можно разделить на вертикальные составляющие: ярусы (Сукачев, 1964) или горизонты (Быков, 1957). По сложившемуся мнению исследователей расчленение древостоя на ярусы в тропических лесах выражено недостаточно четко. П. Ричардс утверждает, что «в большинстве сообществ нормального первичного тропического леса, как правило, существует три древесных яруса (А, В, С). Кроме древесных ярусов имеется ярус гигантских трав и «кустарников и ярус низких трав и полукустарников» (Ричардс, 1961, стр. 38). Такую точку зрения поддерживает и Г. Вальтер (1968), а также другие авторы, цитирующие этих исследователей. Наши собственные наблюдения и исследования в лесах Вьетнама позволили нам утвердиться во мнении как о ярусном строении лесов, так и дифференциации древостоев на определенные вертикальные горизонты или подъярусы.

Структурная организация первичных тропических лесных сообществ отражает процесс длительной адаптации древесных пород (равно как и других растений сообщества) к условиям среды и друг другу.

Принципиальным является выделение в вертикальной надземной структуре тропического леса древесного яруса или полога и яруса трав. Присутствие яруса кустарников или подлеска нам представляется спорным. Такая жизненная форма, как куст, под пологом первичного тропического леса встречается редко, ярус кустарников или подлесок, по нашим наблюдениям, не характерен для здешних лесов, в то время как на открытых, нелесных, территориях кустарниковые заросли обычны. Как правило, нижний подъярус древостоя сложен небольшими по высоте деревьями, но не кустарниками или полукустарниками.

Ярус трав в лесах нередко фрагментарен или отсутствует. Хорошо он развит только в лесных «окнах» или в насаждениях с разреженным древесным пологом и хорошей освещенностью поверхности почвы, — к примеру в сухих (или светлых) диптерокарповых лесах южного и центрального Вьетнама. Такие леса сформировались на равнинных территориях со слабо дренированными почвами и имеют упрощенную структуру из двух древесных подъярусов. Под пологом сомкнутого высокоствольного леса травы единичны, проективное покрытие ими, как правило, не превышает 10 %, однако при увеличении освещенности травы могут формировать монодоминантные пятна разного размера.

Мы не выделяем также ярус гигантских трав, хотя бамбуки (подсем. Bambusoideae) достигают крупных для трав размеров, а некоторые, как cf. *Dendrocalamus* — именно гигантских — 15–17 м в высоту при диаметре стеблей 20–24 см, — то есть сопоставимых с размерами средних по высоте деревьев. Крупные травы имеются не всегда, и уж тем более не часто образуют сплошной ярус. В лесном массиве Ма Да бамбук формирует сплошной ярус лишь на отдельных участках, например вдоль русел постоянных водотоков. Здесь бамбук растет очень плотными группами диаметром 2–4 м, которые удалены друг от друга на расстояние 7–15 м. «Кроны» растений смыкаются и перекрываются с высоты 10–12 м, в результате чего создается плотный полог, через который едва проникают солнечные лучи. Поверхность почвы в таких бамбучниках — мертво покровная и укрыта мощным слоем листовой опада. На протяжении всего года поддерживается высокая влажность опада и потому обильны наземные пиявки.

На северо-востоке массива Ма Да (лесхоз Винь Ан), на территориях с отметками 350 м над уровнем моря, мы наблюдали как бамбук, представленный под пологом первичного диптерокарпового леса единичными стеблями, на расположенных по соседству вырубках мгновенно разрастается, реагируя на осветление, и на многие годы колонизирует такие участки. В результате, здесь формируются мощные бамбучники или, как их обозначают на картах лесхоза, — «бамбуковый лес».

Хорошо развитый ярус из трав высотой до 2,0 м (при доминировании представителя сем. Marantaceae — *Phrynium* cf. *placentarium* (Lour.) Merr.) мы наблюдали на севере Вьетнама в лесах узких долин, расположенных между высокими карстовыми хребтами.

В тропических лесах наибольшая дифференциация присуща древесному ярусу. Этот ярус мы подразделяем на подъярусы, начиная с верхнего (первого) подъяруса к нижним (второму, третьему, четвертому и пятому). Древесные подъярусы могут быть хорошо развитыми и выраженными или фрагментарными. Структура древостоя может быть простой — с 1–2 подъярусами, или сложной, когда количество подъярусов равно или

больше трех. Максимально мы выделяем 5 подъярусов. При этом самосев и подрост древесных пород рассматриваем как внеярусные элементы.

Проведенные в различных лесных массивах Вьетнама исследования позволили нам утвердиться во мнении, что наиболее сложно организованными являются древостои, сформировавшиеся на равнинных территориях (к таковым относятся и лесной массив Ма Да), а также на выровненных участках сложного горного рельефа — галерейные леса по берегам горных рек, древостои на широких экранированных террасах горных склонов и в глубоких межгорных долинах с хорошо развитой гидрологической сетью (Кузнецов, 2001; Kuznetsov, 2001; Кузнецов, 2003 — в печати).

На изучение пространственной организации сомкнутого высокоствольного диптерокарпового леса Ма Да нами было затрачено продолжительное время. Начав работать в тропических лесах мы поняли, что только комплексные исследования позволят подойти к принципиальному и корректному решению проблемы пространственной организации лесного сообщества. Метод пробных площадей давал представление о локальных участках, но очевидно, что только анализ значимого количества пробных площадей приблизил бы нас к пониманию структуры леса. Поэтому было решено временно «отложить» рассмотрение именно этой задачи и заняться «вспомогательными» подзадачами. После нескольких лет исследований мы смогли обоснованно аргументировать подразделение древостоя в лесном массиве Ма Да на подъярусы.

Выделению подъярусов в древостое (или установлению принадлежности древесной породы к определенному высотному горизонту) предшествуют изучение видового состава растений в целом, выявление фоновых видов, доминантов, эдификаторов, установление средних и предельных (максимальных и минимальных) размерных параметров, размещение деревьев по территории и сомкнутость их крон. Дополнительным подтверждением «достоверного» размещения небольших по высоте деревьев в границах определенного подъяруса (IV или V) служат наблюдения за их феноритмикой. Древесные лианы подчеркивают ярусность древесного полога. Обладая специфической стратегией роста лианы, в большинстве своем, формируют кроны, лишь достигнув высотного уровня с необходимой освещенностью. Видовое разнообразие и вертикальное расселение эпифитов и полуэпифитов в лесном пологе также зависят от структуры лесного сообщества.

Следует кратко остановиться на такой форме представления материалов о структуре леса как профильные диаграммы, которые являются наглядным дополнением к описаниям. Профильные диаграммы мы рассматриваем как принципиальные схемы, отражающие архитектонику леса и видовой состав фоновых деревьев и лиан, их средние высоты, а также размещение на стволах и в кронах наиболее характерных эпифитов и полуэпифитов. При построении диаграмм мы не придерживались классического метода построения профильных диаграмм (Ричардс и другие), требующего вырубки деревьев на трансекте фиксированной длины, ввиду не только трудоемкости этого метода, но и, как нам представляется, негуманного отношения к лесу. В условиях большого видового разнообразия растений и разнообразия ландшафтных элементов площадь вырубленного леса была бы значительной.

Ниже приведены описания и профильные диаграммы древостоев, сформировавшихся на разных территориях лесного массива Ма Да, отличающихся друг от друга по рельефу, гидрологическим и почвенным условиям и расположенных на отметках 60–70 м, 150 и 350 м над уровнем моря, соответственно, в центре, на западе и северо-востоке массива. На примере приведенных описаний можно проследить, как изменяется структура леса в меняющихся условиях среды (преимущественно эдафона). Список сокращений названий растений, приведенных на профильных диаграммах, представлен на стр. 111–112.

Древостой на высоте 60–70 м над уровнем моря

Рельеф слабо волнистый, почвы красно-желтые суглинистые, хорошо дренированные, корнеобитаемый слой 3–5 м. Здесь сформировались высокоствольные леса, в котором деревья достигают 50 и более метров. Все лесное пространство занято (используется) растениями, в том числе таких жизненных форм как лианы, эпифиты и полуэпифиты. Древостой мощный, со сложной структурой, в которой мы выделяем пять вертикальных слоев — подъярусов (рис. 23):

Первый (I) древесный подъярус формирует *Dipterocarpus dyeri*, высота деревьев находится в пределах 40–55 м, диаметр стволов до 120 см, кроны мощные, плотные, овально-уплощенные, радиусом до 20 м.

Подъярус представлен деревьями с не сомкнутыми между собой кронами, стволы деревьев находятся на удалении от 10 м (единично) до 40–60 м друг от друга. В отдельных случаях формируются группы из 3–4-х деревьев. Рассмотрению

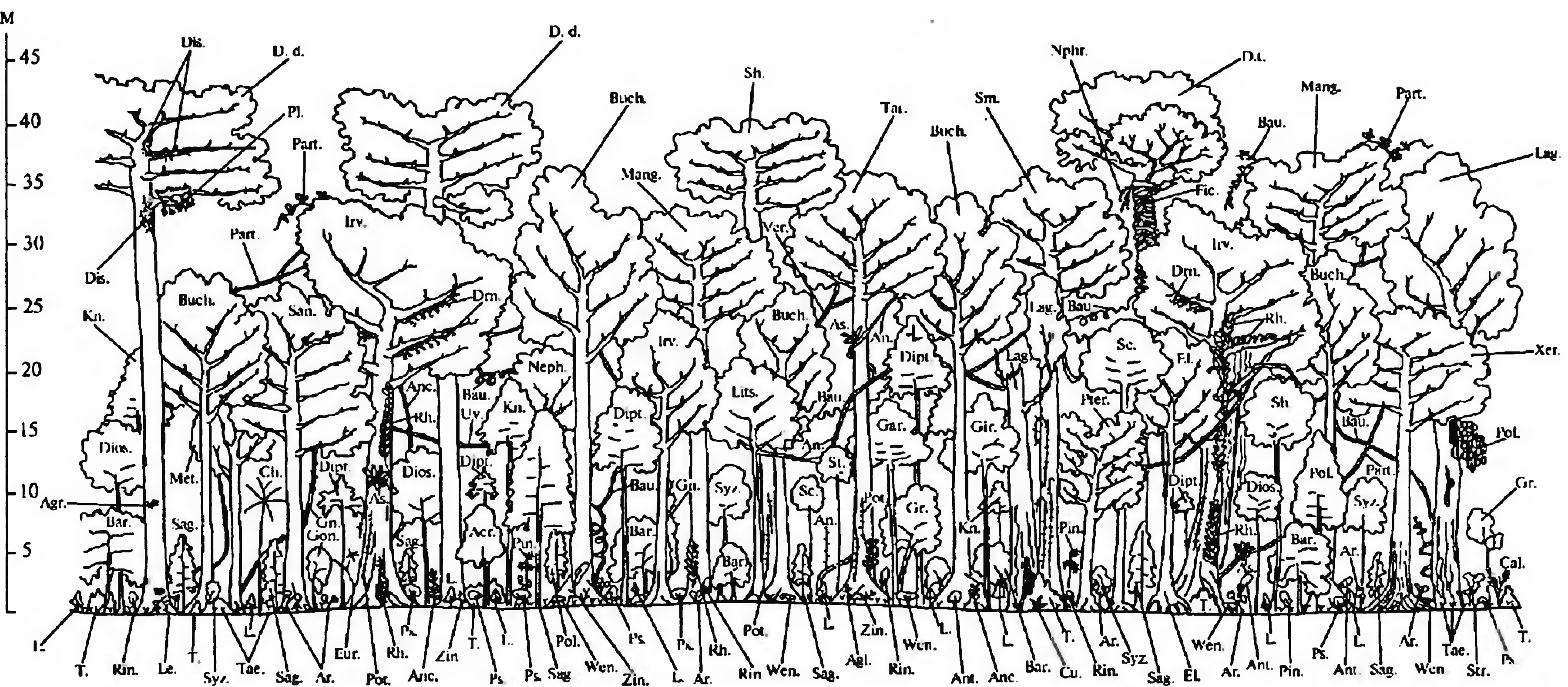


Рис. 23. Профильная диаграмма древостоя на хорошо дренированных почвах, 60–90 м над уровнем моря.

морфо-экологических особенностей и стратегии развития диптерокарпов посвящена Глава 5, здесь лишь укажем, что по нашим наблюдениям и косвенным оценкам продолжительность жизни *D. dyeri* находится в пределах 400–600 лет.

Второй (II) древесный подъярус имеет высоту с 25 до 35 (40) м, диаметры стволов деревьев составляют 60–90 см (реже до 110 см). У *Irvingia malayana* диаметр может достигать 200 см. Подъярус сформирован при доминировании видов сем. Dipterocarpaceae — *Shorea cochinchinensis, S. harmandii* Pierre, *Anisoptera robusta* Pierre, *Dipterocarpus turbinatus* Gaertn. f. Содоминантами являются: *Buchanania lucida* (Anacardiaceae), *Elaeocarpus darlacensis* Gagn. (Elaeocarpaceae), *Irvingia malayana* (Irvingiaceae), *Lagerstroemia duperreana* (Lythraceae), *Machilus odoratissima* (Lauraceae), *Mangifera cochinchinensis, Swintonia* sp. (Anacardiaceae), *Phoebe cuneata* (Bl.) Bl. (Lauraceae), *Sandoricum koetjape* (Bum. f.) Merr. (Meliaceae), *Tarrietia javanica* (Sterculiaceae).

Единично отмечены *Bombax ceiba* L. (Bombacaceae), *Dacryodes rostrata* Lamk. (Burseraceae), *Lithocarpus* sp. (Fagaceae), *Piliostigma malabaricum* (Roxb.) Benth (Fabaceae), *Tetrameles nudiflora* R. Br. ex. Benn. (Datiscaceae). Сомкнутость крон деревьев во втором подъярусе 0,6–0,8. В кронах большинства деревьев присутствуют лианы, эпифиты и полуэпифиты. Предположительно, возраст деревьев, составляющих подъярус колеблется от 100 до 200 лет. Здесь присутствуют как медленно, так и быстрорастущие породы. Характерно наличие деревьев с мощными досковидными корнями. Деревья, слагающие подъярус, листопадны, смена листьев полная в фиксированные сроки.

Третий (III) древесный подъярус, нижняя граница которого 10–14 м, верхняя — 25 м, является наиболее представительным по составу отмеченных в нем растений. Диаметры стволов деревьев 40–60 (80) см. Доминанты здесь не выражены. Деревья включают следующие виды: *Acronychia laurifolia* Bl. (Rutaceae), *Adina globiflora* Pit. (Rubiaceae), *Aglaia* sp. (Meliaceae), *Aporusa planchoniana* (Euphorbiaceae), *Artocarpus rigidus* (Gagn.) Jarr. (Moraceae), *Chisocheton globosus* Pierre (Meliaceae), *Dillenia pentagyna* Roxb., *D. hookeri* Pierre (Dilleniaceae), *Diospyros buxifolia* (Bl.) Hiern, *D. maritima* Bl., *D. horsfieldii* Hiern (Ebenaceae), *Disoxylum rubrocostatum* Pierre (Meliaceae), *Elaeocarpus dongnaiensis* (Elaeocarpaceae), *Syzygium tinctoria* Gagn. (Myrtaceae), *Euphoria cinerea* Radlk (Sapindaceae), *Garcinia benthami* Pierre, *G. ferrea* Pierre, *G. gaudichaudii* Planch. et Triana (Clusiaceae), *Haasia cuneata* Bl. (Lauraceae), *Holoptelea integrifolia* Pl. (Ulmaceae), *Horsfieldia glabra* (Bl.) Warb., *Knema cinerea* (Poir) Warb., *K. linifolia* (Roxb.) Warb. (Myristicaceae), *Litsea umbellata* (Lour.) Merr., *L. vang* H. Lic (Lauraceae), *Metadina trichotoma* (Zoll. et Mor.) Bach. (Rubiaceae), *Mischocarpus* sp., *Nephelium hypoleucum* Kurz (Sapindaceae), *Oroxylum indicum* (L.) Kurz (Bignoniaceae), *Parkia dongnaiense* Pierre — syn. *P. sumatrana* Miq. (Fabaceae), *Pterospermum grandiflorum, P. angustifolium* (Sterculiaceae), *Polyalthia jucunda* (Pierre) Fin. et Gagn., *P. harmandii, Sageraea elliptica* (Annonaceae), *Prunus arboreum* (Bl.) Kalkm. (Rosaceae), *Scaphium lychnophorum, Sterculia alata* Roxb. — syn. *Pterygota alata* (Roxb.) R.Br., *S. cochinchinensis* Pierre, *S. dongnaiensis* Pierre (Sterculiaceae), *Suregada multiflora* (Juss.) H.Bn. (Euphorbiaceae), *Symplocos* sp. (Symplocaceae), *Ternstroemia pseudoverticillata* (Theaceae), *Vatica dyeri* King (Dipterocarpaceae), *Xerospermum microcarpum* (Sapindaceae), *Zanthoxylum rhetsa* DC. (Rutaceae).

Кроны деревьев часто смыкаются с высоты 14 м, в отдельных случаях с 10 м. Верхняя граница сомкнутого полога крон находится на высоте 20 м. Плотность полога значительно увеличивают лианы, видовое разнообразие которых достигает максимума для равнинного диптерокарпового леса именно в границах этого подъяруса. Кроны лиан находятся, преимущественно, в интервале высот 15–20 м. Разнообразие морфологических особенностей стволов и ветвей деревьев, а также благоприятные по освещенности и влажности условия обусловливают присутствие в этом подъярусе значительного числа эпифитных растений. Большинство видов деревьев частично листопадны, единичные — сбрасывают листья полностью. Для многих древесных пород характерны досковидные корни.

Четвертый (IV) древесный подъярус имеет высотный интервал с 5 до 10 (12) м, диаметры стволов деревьев находятся в пределах 20–35 (редко до 40) см. В этом подъярусе доминируют представители 4-х семейств: Annonaceae, Lecythidaceae, Myrtaceae и Icacinaceae. Здесь представлены следующие деревья: *Baccaurea sapida* Muell. — syn. *B. ramiflora* Lour. (Euphorbiaceae), *Barringtonia cochinchinensis* (Miers) Merr. (Lecythidaceae), *Calophyllum dongnaiense* Pierre, *C. soulattri* Burm.f., *Cratoxylum formosum* (Jack) Dyer (Clusiaceae), *Cinnamomum* sp. (Lauraceae), *Cleistanthus acuminatus* Muell.-Arg., *Cleidion javanicum* Bl. — syn. *C. spiciflorum* (Burm. f.) Merr. (Euphorbiaceae), *Eurycoma longifolia* Jack (Simaroubaceae), *Gomphia serrata* Gaertn. (Ochnaceae), *Gonocaryum subrostratum* Pierre (Icacinaceae), *Go-*

niothalamus elegans Ast. (Annonaceae), *Grewia* sp. (Tiliaceae), *Ochrocarpus siamensis* T. Anders. (Clusiaceae), *Paracleisthus siamensis* (Craib) Gagn. (Euphorbiaceae), *Pinanga* cf. *quadrijuga* Gagn. (Arecaceae), *Polyalthia* sp. (Annonaceae), *Syzygium longiflora* (Myrtaceae), *Vitex annamensis* Dop. (Verbenaceae).

Сомкнутость крон древесных пород составляет 0,6–0,8, в отдельных случаях — 0,8–1,0. Кроны компактные, плотные, шаровидные по форме, радиусом 1,5–2.5 м, высота основания крон 4–5 м. Листья часто крупные, кожистые, у некоторых видов листовые пластинки располагаются строго горизонтально. Смена листьев частичная — от единичных старых (3–4 летней давности) листьев с нижних скелетных ветвей до 30–70 % листьев в кроне. В основании стволов у отдельных видов деревьев образуются некрупные досковидные корни.

Пятый (V) древесный подъярус формируют деревья высотой от 1 до 5 м с диаметром ствола в основании — 2–4 см. Доминируют породы из 6 семейств: Euphorbiaceae, Melastomataceae, Myrsinaceae, Rhizophoraceae, Rubiaceae, Violaceae. Фоновыми представителями в подъярусе являются следующие деревья: *Allophylus cochinchinensis* Pierre (Sapindaceae), *Antidesma bunuis* Spreng., *A. coriaceum, A. roxburghii* Wall. (Euphorbiaceae), *Ardisia crispa* DC. A., *A. oxyphylla* Pit. (Myrsinaceae), *Breynia* sp., *Breyniopsis pierre* Bielle (Euphorbiaceae), *Canthium filipendulum* Pierre (Rubiaceae), *Carallia suffruticosa* Ridl. (Rhizophoraceae), *Clausena excavata* Burm.f., *Euodia lepta* Merr. (Rutaceae), *Gartnera scralensis* (Pit.) Kerr. (Rubiaceae), *Glycosmis cochinchinensis* (Lour.) Pierre ex Engl. (Rutaceae), *Glochidion* sp. (Euphorbiaceae), *Gonyothalamus dongnainensis* Fin et Gagn. (Annonaceae), *Hedyotis capitellata* Pierre ex Pit., *Ixora macrothyrsa* Teijsm. ex Binn., *Lasianthus cyanocarpus* Pierre, *L. hoaensis* Pierre (Rubiaceae), *Licuala* cf. *paludosa* Griff. (Arecaceae), *Memecylon floribundum* Bl. — syn. *M. caeruleum* Jack (Melastomataceae), *Microdesmis casearifolia* Pl. in Hook. (Euphorbiaceae), *Pavetta* sp., *Psychotria adenophylla* Wall. (Rubiaceae), *Rinorea anguifera* (Lour) O. Ktze. (Violaceae), *Randia* sp., *Saprosma inaequilongum* Pierre ex Pit., *S. cochinchinensis* Pierre ex Pit. (Rubiaceae), *Streblus ilicifolia* (Kurz.) Corn (Moraceae), *Tarrena attenuata* (Hook. f.) Hutch. (Rubiaceae), *Walsura* sp. (Meliaceae).

Сомкнутость крон деревьев в этом подъярусе 0,5–0,8; изредка — до единицы. Отдельные участки имеют значительную сомкнутость уже на высоте 3–4 м. Стволы деревьев часто сильно искривлены, некоторые деревья по габитусу напоминают бонсай. Деревья (за исключением *Saprosma cochinchinensis*) хорошо переносят увеличение инсоляции, возникающее при появлении «окон» в лесном пологе. В таких случаях листовые пластинки у них становятся более плотными и глянцевыми, плодоношение обильнее, плоды — крупнее и более ярко окрашенные.

Наземные травы в условиях низкой освещенности подпологового пространства не образуют сплошного покрова или ассоциаций, за исключением папоротника *Taenitis blechnoides*, который нередко формирует монодоминантные пятна. На участках, где кроны смыкаются с 3–4 м (уровень освещенности составляет 120–150 lx), травы как правило, отсутствуют. Травы относятся к 16 семействам: Araceae, Aristolochiaceae, Convallariaceae, Cycadaceae, Cyperaceae, Dracaenaceae, Leeaceae, Lindsaeaceae, Lowiaceae, Marantaceae, Orchidaceae, Pandanaceae, Poaceae, Rubiaceae, Selaginellaceae, Taccaceae, Zingiberaceae. Фоновыми являются следующие виды: *Alocasia grata, Aglaonema fureum* (Araceae*), Peliosanthes* cf. *serrulata* (Convallariaceae), *Dracaena elliptica* (Dracaenaceae), *Leea rubra* (Leeaceae), *Taenitis blechnoides* (Lindsaeaceae), *Calathea* cf. *clossoni* Hort. (Marantaceae), *Thottea tomentosa* (Aristolochiaceae), *Malaxis* cf. *acuminata* D.Don (Orchidaceae), *Mapania* sp. (Cyperaceae), *Pandanus* sp. (Pandanaceae), *Selaginella* sp. (Selaginellaceae), *Globba violacea, Alpinia* sp., *Amomum* sp. (Zingiberaceae). Иногда встречаются *Cycas* cf. *pectinata* Griff (Cycadaceae), *Tacca* sp. (Taccaceae), *Homalomena occulta* (Lour.) Schott. (Araceae), *Kaempferia* cf. *galanga* (L.) Sw. (Zingiberaceae). Во время влажного сезона появляются клубневые растения из сем. Araceae — *Amorphophallus* sp. и *Pseudodracontium harmandii* Engl., а также мелкие сапротрофные травы из сем. Burmanniaceae — *Burmannia* sp. Одной из наиболее крупных трав является *Leea rubra* — растение достигает в высоту 4 м.

Лианы представлены следующими видами: *Agelaea trinervis, Connarus paniculatus, Rourea mimosoides* (Connaraceae), *Acacia* cf. *pinnata, Arbus mollis, Bauhinia harmandiana, Dalbergia* sp., *Entada phaseoloides, Pterolobium macropterum, Lasiobema cardinale, Phanera* sp. (Fabaceae), *Broussonetia kurzii* — syn. *Alleanthus kurzii, Ficus sagitatta* (Moraceae), *Artabotrys fragrans, Desmos* spp., *Uvaria* spp. (Annonaceae), *Ampelopsis cantoniensis, Tetrastigma harmandii, Parthenocissus cuspidifera* (Vitaceae), *Ancistrocladus cochinchinensis* (Ancistrocladaceae), *Calamus dongnaiensis, C. rudentum, C. tetradactylus, Korthalsia laciniosa* (Arecaceae), *Calycopteris floribunda, Combretum pilosum* (Combretaceae), *Congea vestita, Gmelina philippinensis,*

Sphenodesma pentandra (Verbenaceae), *Croton caudatus* (Euphorbiaceae), *Linostoma scandens* — syn. *Enkleia malaccensis* (Thymelaeaceae), *Gnetum latifolium* (Gnetaceae), *Grewia astropetala* (Tiliaceae), *Flagellaria indica* (Flagellariaceae), *Harrisonia perforata* (Simaroubaceae), *Ichnocarpus ovalifolius, Tabernaemontana garcinifolia, Vallaris heynii* — syn. *V. solanacea* (Apocynaceae), *Jasminum anodontum, J. laxiflorum* (Oleaceae), *Luvunga scandens* (Rutaceae), *Pothos scandens, P. penicilliger* (Araceae), *Smilax corbularia* (Smilacaceae), *Steptocaulon kleinii, Toxocarpus villosus* (Asclepiadaceae), *Strychnos laurina* (Loganiaceae), *Tetracera loureiri* (Dilleniaceae), *Ventilago calyculata, Ziziphus cambodiana* (Rhamnaceae).

Появление травянистых лиан приурочено к началу влажного сезона и они включают следующие виды: *Adenia palmata* (Passifloraceae), *Argyreia capitata* (Convolvulaceae), *Cissus discolor* (Vitaceae), *Dioscorea bulbifera, D. kratica, D. triphylla* (Dioscoreaceae), *Gymnopetalum cochinchinensis* (Cucurbitaceae), *Premna* sp. (Verbenaceae), *Vitis flexuosa* (Vitaceae).

Эпифиты представлены папоротниками: *Antrophyum* cf. *coriacium* (Vittaceae), *Asplenium nidus* L. (Aspleniaceae), *Colysis* sp., *Drynaria quercifolia* (Polypodiaceae), *Nephrolepis biserata* (Davalliaceae), *Platycerium grande, Pyrrosia flocculosa* (Polypodiaceae); хвощом *Lycopodium carinatum* Desv.; орхидными: *Agrostophyllum planicaule, Bulbophyllum macranthum, Cleisostoma* sp., *Coelogyne* cf. *trinervis, Cymbidium deliciosus, Dendrobium cretaceum, Flickengeria* sp., *Gastrochilus* sp., *Eria tomentosa, Kingidium deliciosus, Oberonia* sp., *Pholidota imbricata, Staurochilus fasciatum, Trichotosia dasyphylla, T.* cf. *pulvinata*; ластовневыми: *Dischidia collyris, D. hirsuta, D. pseudobenghalensis, D. rafflesiana, Hoya oblongacutifolia*; имбирными — *Hedychium bousigonianum,* геснериевыми — *Aeschynanthus* sp., а также различными лишайниками. Полуэпифиты включают следующие виды: *Epipremnum giganteum, Raphidophora hongkongensis* (Araceae), *Poikilospermum suaveolens* (Cecropiaceae), *Ficus* sp. (Moraceae), единично *Fagraea* sp. (Loganiaceae) и *Schefflera* sp. (Araliaceae).

В диптерокарповом лесу встречаются **локальные понижения в рельефе** (или депрессии), обычно овальные по форме и площадью до нескольких гектаров. Почвы здесь формируются гидроморфные глеевые или торфяно-глеевые, мощность глеевого горизонта более 2,5 м. Во время влажного сезона после ливневых осадков на поверхности депрессий застаивается медленно фильтрующаяся вода, слой воды может достигать 40 см. Наряду с бессточными встречаются депрессии с водой, медленно стекающей под уклон. Особенности эдафона и водного режима территории определяют своеобразие видового состава растений, обитающих в таких биотопах (рис. 24). Древостои характеризуются высокой сомкнутостью, относительно небольшой высотой, обилием у деревьев ходульных, воздушных, дыхательных и досковидных корней. Специфический облик биотопу придают пальмы *Calamus* spp., *Licuala paludosa, Livistona saribus* и *Pinanga* cf. *quadrijuga.*

Первый подъярус древостоя высотой 15–20 м сомкнутый, плотный, представлен доминирующей *Horsfieldia glabra* (Bl.) Warb. (Myristicaceae) и содоминантами: *Calophyllum dongnaiense* (Clusiaceae), *Dipterocarpus dyeri* (Dipterocarpaceae), *Elaeocarpus lacunosus* (Elaeocarpaceae), *Gomphia serrata* (Ochnaceae), *Livistona saribus* (Arecaceae), *Sterculia alata* (Sterculiaceae), *Syzygium* sp. (Myrtaceae). Во временно заливаемых (после ливневых дождей) депрессиях единично встречается *Podocarpus neriifolius* D.Don (Podocarpaceae), высота деревьев до 7 м.

Второй подъярус высотой до 3 м фрагментарен, представлен *Antidesma coriaceum* (Euphorbiaceae), *Lasianthus* sp. (Rubiaceae), *Licuala paludosa* (Arecaceae), *Psychotria adenophylla* (Rubiaceae).

Ярус трав высотой до 1,5 м, сформирован *Lasia spinosa* (L.) Thw., *Alocasia grata* Prain ex Engl. (Araceae), *Donax cannaeformis* (G.Forst.) Schumann (Marantaceae), *Pandanus* sp. (Pandanaceae), *Phrynium parviflorum* Roxb. (Marantaceae). В небольших по размерам временных водоемах, заполнившихся водой после дождей, отмечено водное растение *Barclaya longifolia* Wall. (Nymphaeaceae).

Эпифиты и полуэпифиты обильны. Среди эпифитов это: *Asplenium nidus* (Aspleniaceae), *Cymbidium deliciosus* (Orchidaceae), *Drynaria quercifolia, Microsorium* sp., *Pyrrosia* sp. (Polypodiaceae). Полуэпифиты представлены, в основном, *Ficus sagitatta* (Moraceae) и *Raphidophora hongkongensis* (Araceae).

Лианы включают как виды, предпочитающими влажные местообитания: *Calamus* spp. (Arecaceae), *Linostoma scandens* (Thymelaeaceae), *Flagellaria indica* (Flagellariaceae), *Harrisonia perforata* (Simaroubaceae), *Piper cubeba* L.f. (Piperaceae), *Smilax corbularia* Kunth., *S. cambodiana* (Smilacaceae), так и типично лесные виды — *Pothos scandens, P. penicilliger* (Araceae).

В случае осветления депрессий на поверхности почвы начинают активно развиваться мелкие злаки (*Paspalum conjugatum?* Berg.), а также

Рис. 24. Профильная диаграмма древостоя на переувлажненных почвах лесных понижений, 50–60 м над уровнем моря.

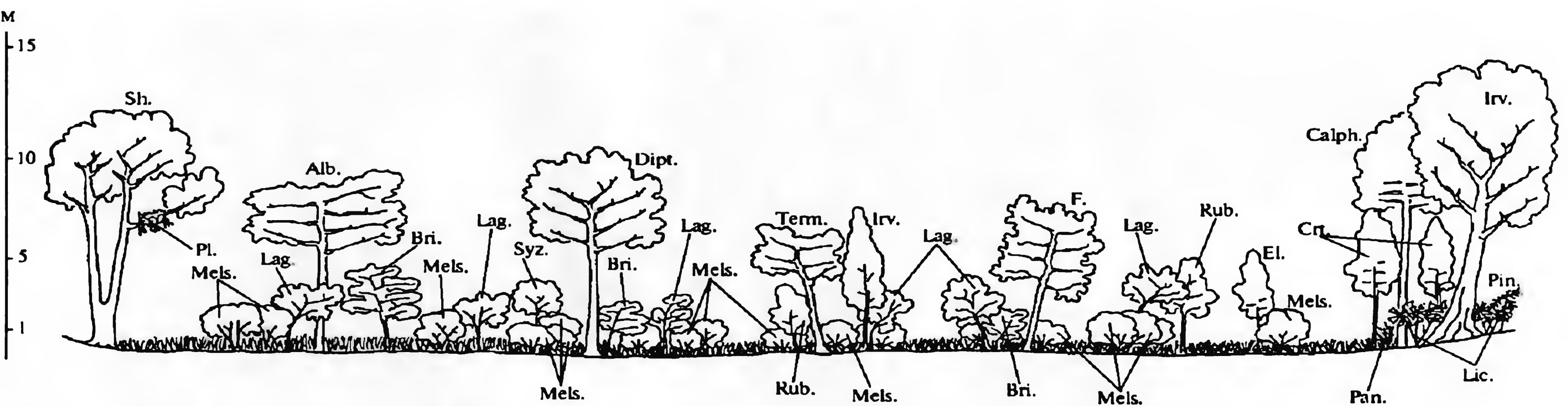


Рис. 25. Профильная диаграмма саванноподобной растительности крупных по площади депрессий, 70 м над уровнем моря.

крупные травы из сем. Commelinaceae (*Forrestia mollissima* Back.) (Прилепский, 1997).

В более крупных по размеру депрессиях сформировались саванно-подобные сообщества. Такие депрессии затапливаются во время влажного сезона, они овальные или округлые по форме и имеют площадь до нескольких гектаров. Почвы здесь тяжелые, глинистые, плотные, пылевидные, влагоемкие, однородные по строению и цвету (белые глины). В сухом состоянии почва цементируется и растрескивается. Граница между лесом и «саванной» резкая. Растительность специфическая, не лесная, здесь произрастают отдельные деревья высотой не более 10–12 м, иногда из деревьев разной высоты формируются группы (рис. 25). Преобладают древесные породы высотой 2–4 м и кусты высотой 2–3 м. Последние представлены, в основном, *Melastoma* cf. *normale* (Melastomataceae). Среди деревьев высотой 10–12 м обычны *Albizia* sp. (Fabaceae), *Fagraea* sp. (Loganiaceae), *Neonauclea* sp. (Rubiaceae); единично отмечен *Dipterocarpus* cf. *intricatus* (Dipterocarpaceae). Среди деревьев высотой от 4 до 7 м обычны *Lagerstroemia* cf. *ovalifolia* Teijm. (Lythraceae), *Irvingia malayana* (Irvingiaceae), *Briedelia* sp. (Euphorbiaceae), *Terminalia* sp. (Combretaceae), *Elaeocarpus darlacensis* (Elaeocarpaceae). Ярус трав высотой 0,5–0,8 м, сложен при доминировании *Carex* sp. (Cyperaceae) и Gen. sp. (Lamiaceae), проективное покрытие достигает 100%.

Древостой на высоте 150 м над уровнем моря

Рельеф холмистый, почвы красно-желтые ферраллитные, суглинистые, хорошо дренированные, материнские породы залегают на глубине 2–3 м. Структура древостоя сложная, все лесное пространство занято кронами и стволами деревьев. Древостой подразделяется на 4–5 подъярусов, из которых отчетливо выделяются верхний (первый) подъярус и два нижних подъяруса. Промежуточные — третий и, возможно, четвертый подъярусы фрагментарны (рис. 26).

Верхний (первый) подъярус сформирован деревьями высотой 30–35 (37) м, диаметры стволов которых 70–100 см. Кроны деревьев плотные, по форме овальные или почти шаровидные, радиусом 3–5 м. Кроны иногда смыкаются, чаще находятся друг от друга на расстоянии 5–7 м. Стволы прямые колоновидные, многие деревья имеют стволы с глубокими продольными бороздами. В основании стволов у многих деревьев развиваются досковидные корни. В подъярусе доминируют представители сем. Dipterocarpaceae — *Dipterocarpus dyeri*, *D. turbinatus*, *Shorea roxburghii*, *Shorea* sp., *Hopea odorata* и *Hopea* sp.

Второй подъярус высотой до 25–27 м, диаметры стволов деревьев до 80–90 см. В основании стволов обычны досковидные корни. Кроны деревьев соприкасаются, при этом кроны не плотные, по форме овальные или шаровидные, радиусом 3–6 м. Доминирует в подъярусе *Irvingia malayana* (Irvingiaceae). Иногда наблюдаются группы из 3–4 деревьев и тогда их кроны перекрываются. Содоминантами являются *Lagerstroemia duperreana* (Lythraceae); обычны *Tarrietia javanica* (Sterculiaceae), *Artocarpus* sp. (Moraceae), *Phoebe cuneata*, *Litsea* sp. (Lauraceae), *Sandoricum koetjape* (Meliaceae); единично отмечена *Mangifera cochinchinensis* (Anacardiaceae).

Третий подъярус фрагментарен, высота деревьев до 15–17 м, диаметры 20–30 см. Здесь встречаются *Scaphium lychnophorum*, *Pterospermum* sp. (Sterculiaceae), cf. *Chysocheton* (Meliaceae), *Nephelium* sp. (Sapindaceae), *Polyalthia harmandii*, *P. jucunda*, *Polyalthia* sp. (Annonaceae), *Diospyros* spp. (Ebenaceae), *Colona* cf. *evrardii* (Pierre) Gagn. (Tiliaceae), *Garcinia* sp., *Calophyllum* sp. (Clusiaceae), *Syzygium* spp. (Myrtaceae).

Четвертый ярус фрагментарен, высотой до 10–12 м. Здесь отмечены *Knema longifolia*, *Knema* sp. (Myrsinaceae), *Cratoxylum formosum* (Clusiaceae), *Diospyros* sp. (Ebenaceae), *Syzygium* sp. (Myrtaceae), *Vitex* cf. *annamensis* (Verbenaceae); единично встречаются *Podocarpus neriifolius* (Podocarpaceae), *Dillenia* cf. *pentagyna* (Dilleniaceae).

Пятый подъярус высотой до 5–7 м хорошо развит, в нем доминируют *Barringtonia cochinchinensis* (Lecythidaceae) и *Gonocaryum subrostratum* (Icacinaceae); обычны *Antidesma* sp., *Glochidion* sp. (Euphorbiaceae), *Ardisia* spp. (Myrsinaceae), *Lasianthus* sp. (Rubiaceae), *Euodia lepta* (Rutaceae), *Eurycoma longifolia* (Simaroubaceae), *Rinorea anguifera* (Violaceae), *Streblus* sp. (Moraceae), *Memecylon floribundum* (Melastomataceae); единично отмечены *Gnetum gnemon* L. (Gnetaceae) и *Caryota* sp. (Arecaceae).

Ярус трав фрагментарен, под пологом древесных пород встречаются отдельные растения *Leea rubra* (Leeaceae), *Mapania* sp. (Cyperaceae), *Aglaonema fumeum* (Araceae), *Dracaena elliptica* (Dracaenaceae), *Alpinia* sp. (Zingiberaceae), *Pandanus* sp. (Pandanaceae), *Taenitis blechnoides*, *Lindsae* sp. (Lindsaeaceae), *Thottea tomentosa* (Aristolochiaceae). Проективное покрытие травами не превышает 20%, на осветленных участках активно развивается папоротник *T. blechnoides*, формируя монодоминантные пятна, — здесь проективное покрытие достигает 80–100 %.



Dipterocarpus dyeri — главная древесная порода равнинных лесов на дренированных ферраллитных почвах



Опавшие цветки и завязи *Dipterocarpus dyeri*



Проросший плод *Dipterocarpus dyeri*



Dipterocarpus dyeri высотой 30 м, верхняя часть кроны объедена личинками чешуекрылых. В кроне крупный эпифитный папоротник *Platycerium grande*



Плоды *Dipterocarpus dyeri*, поврежденные лесными птицами



Лиана *Uvaria* sp., обвивающая ствол подроста *Dipterocarpus dyeri*



Солнечные ожоги на листьях подроста *Dipterocarpus dyeri*

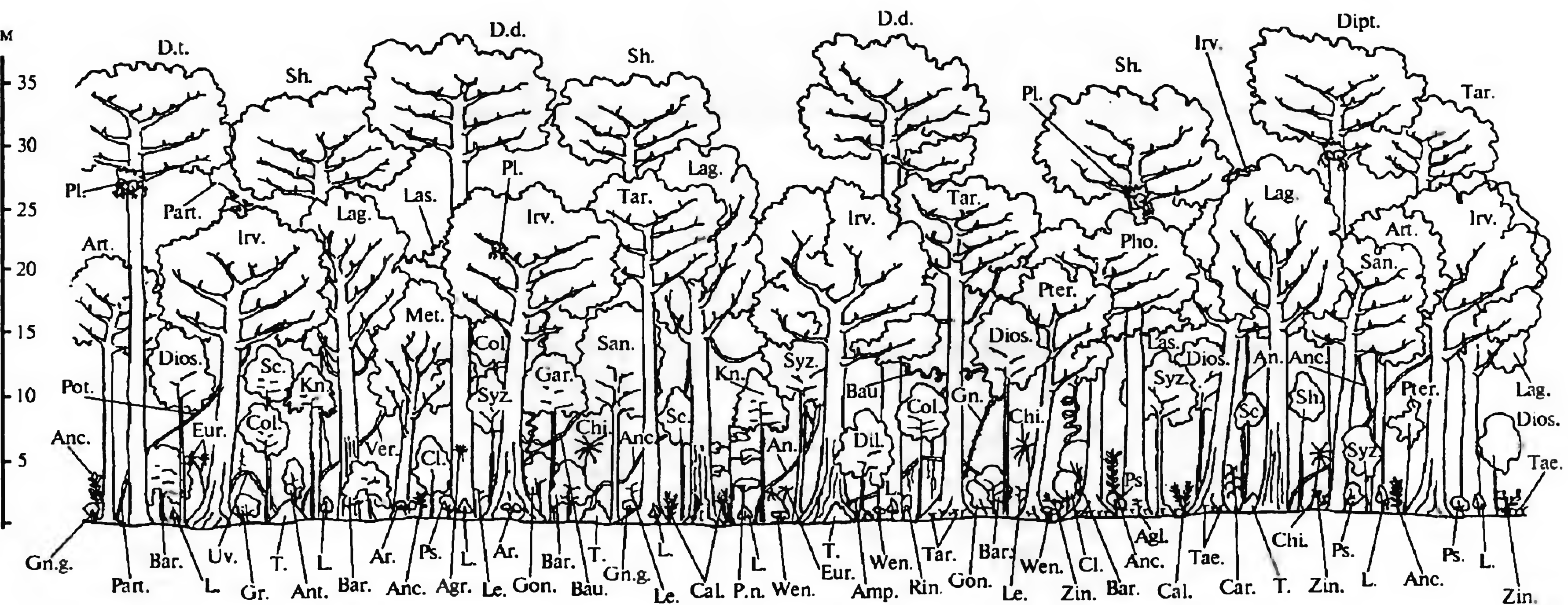


Рис. 26. Профильная диаграмма древостоя на хорошо дренированных почвах всхолмленного рельефа, 100–150 м над уровнем моря.

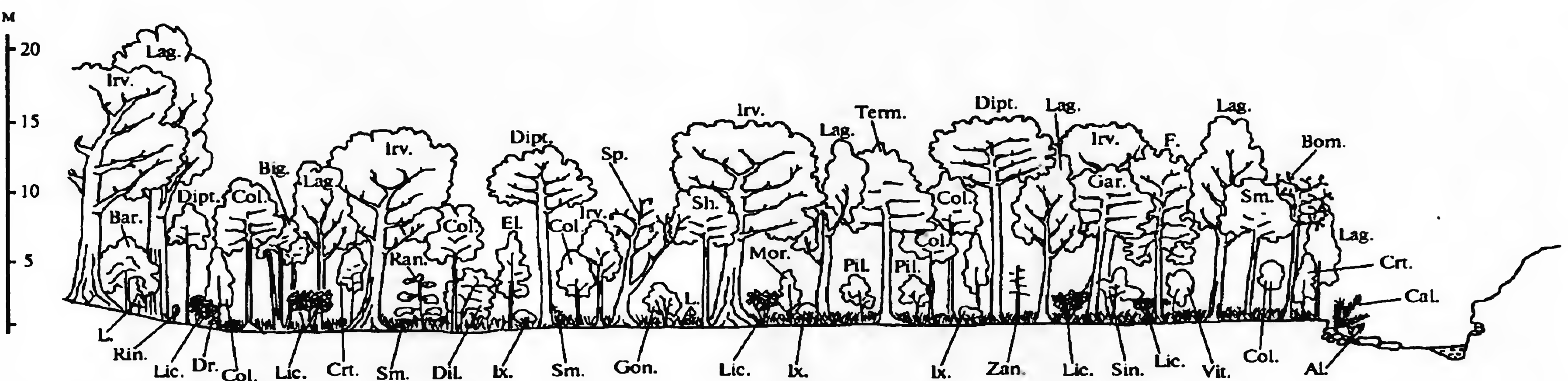


Рис. 27. Профильная диаграмма древостоя в понижениях рельефа с близким залеганием материнской породы, 150 м над уровнем моря.

Лианы внутри древостоя обильны и представлены следующими растениями: *Ancistrocladus cochinchinensis* (Ancistrocladaceae); *Parthenocissus cuspidifera, Ampelopsis cantoniensis, Tetrastigma* sp. (Vitaceae); *Uvaria* sp., *Desmos* sp., *Artabotrys fragrans* (Annonaceae); *Congea vestita, Sphenodesma* sp. (Verbenaceae); *Bauhinia* sp., *Lasiobema cardinale, Acacia* cf. *pinnata, Abrus mollis* (Fabaceae); *Ventilago calyculata, Ziziphus* cf. *hoaensis* (Rhamnaceae), *Pothos scandens* (Araceae), *Combretum pilosum* (Combretaceae), *Alleanthus kurzii* (Moraceae), *Calamus* sp. (Arecaceae), *Rourea mimosoides* (Connaraceae), а также представители семейств Menispermaceae, Cucurbitaceae и Passifloraceae. Среди эпифитов обильны папоротники из сем. Polypodiaceae (*Platycerium grande, Drynaria quercifolia, Polypodium* sp.) и Davalliaceae (*Davallia* sp., *Nephrolepis* sp.); а также представители сем. Asclepiadaceae (*Dischidia pseudobenghalensis, Hoya* sp.), Gesneriaceae (*Aeschynanthus* sp.), Orchidaceae (*Agrostophyllum planicaule, Coelogyne* cf. *trinervis, Dendrobium cretaceum, Bulbophyllum macranthum,Kingidium deliciosus, Pholidota imbricata, Cymbidium* sp.), Zingiberaceae (*Hedychium bousigonianum*). Полуэпифиты представлены крупными растениями с одревесневающим стволом — *Poikilospermum suaveolens* (Cecropiaceae), *Ficus* sp. (Moraceae), которые являются фоновыми. Единично отмечены *Fagraea* sp. (Loganiaceae), *Schefflera* sp. (Araliaceae), а также растения из сем. Araceae с неодревесневающим стеблем — *Raphidophora* sp. и *Epipremnum* sp.

Локальные депрессии с маломощными почвами и близким залеганием от поверхности сланцевой платформы — в период влажного сезона такие депрессии временно затапливаются. Почвы тяжелые по механическому составу, мелкодисперсные, глинистые. Здесь развились специфические древостои, отличные от высокоствольных лесов прилегающих территорий. Граница между лесными сообществами может быть как резкой, так и постепенной. Структура древостоя упрощена (рис. 27): хорошо выделяются два подъяруса — верхний и нижний, промежуточный — фрагментарен. В отличие от лесов на глубоких дренированных почвах, здесь, в депрессиях, хорошо развит ярус трав высотой 0,7–1,0 м. Важно отметить, что древостой сложен как видами, встречающимися только в депрессиях, так и некоторыми типично лесными древесными породами.

Верхний подъярус высотой до 14–17 м. Преобладают деревья высотой 12–15 м, диаметры стволов 20–50 см. Стволы прямые колоновидные и изогнутые. У некоторых деревьев формируются досковидные корни. Корневые системы деревьев поверхностные. Кроны овальные или сферические, плотные, радиусом 2–5 м. Наиболее массивные кроны имеет *Irvingia malayana*. Доминируют в древостое *I. malayana* (Irvingiaceae), *Lagerstroemia ovalifolia, L. duperreana* (Lythraceae), *Colona evrardii* (Tiliaceae); обычны *Bombax anceps* Pierre (Bombacaceae), *Fagraea* sp. (Loganiaceae), *Neonauclea* sp., Gen. sp. (Rubiaceae), *Terminalia* sp. (Combretaceae), *Dipterocarpus* cf. *obtusifolius, Shorea* sp. (Dipterocarpaceae), единично отмечены *Spondias* sp. (Anacardiaceae), *Garcinia* sp. (Clusiaceae). **Второй подъярус** образуют деревья высотой до 8 м, в нем представлены *Cratoxylum formosum* (Clusiaceae), *Oroxylum indicum* (Bignoniaceae), *Dillenia* cf. *ovata* Wall. ex Hk.f. et Th. (Dilleniaceae), *Piliostigma malabarium* (Fabaceae), *Randia* sp. (Rubiaceae), *Zanthoxylum* sp. (Rutaceae), *Grewia* sp. (Tiliaceae). **Третий подъярус** высотой до 4 м слагают, в основном, *Ixora* sp. (Rubiaceae) и *Licuala* sp. (Arecaceae). Ярус трав имеет высоту 0,5–1,0 м, проективное покрытие 80–100 % сложен при доминировании *Imperata cylindrica* (Poaceae). Единично встречается *Pandanus* sp. (Pandanaceae), во влажном сезоне реально появление клубневых трав из сем. Araceae и Zingiberaceae (*Kaempferia* sp.). Спектр видов лиан в связи с разреженностью древостоя и специфическими почвенно-гидрологическими условиями беден, — здесь отмечены *Harrisonia perphorata* (Simaroubaceae), *Calamus* sp. (Arecaceae), *Smilax* sp. (Smilacaceae). Эпифиты представлены, преимущественно, *Dischidia colyris, D. rafflesiana* sp. и *Hoya* sp. (Asclepiadaceae) и единично — *Platycerium grande, Drynaria quercifolia* (Polypodiaceae). Полуэпифиты не отмечены.

Древостои на высоте 350 м над уровнем моря

Почвы подстилаются сланцами и базальтами. Здесь формируются высокоствольные влажные леса (рис. 28, 29) с доминированием представителей сем. Dipterocarpaceae, Lythraceae или Anacardiaceae в зависимости от специфики рельефа и почв. На отдельных участках все главные породы из трех перечисленных семейств участвуют в сложении древостоев.

Верхний подъярус высотой до 45 (50) м, диаметры стволов деревьев от 70 до 120 см. Стволы прямые колоновидные. Кроны овальные или сферические плотные, часто массивные, радиусом от 4 до 12 м, высота основания крон — 25–30 м. В подъярусе представлены следующие древесные породы: *Dipterocarpus turbinatus, D. kerrii* King, *Hopea odorata* Roxb., *Shorea* sp. (Diptero-

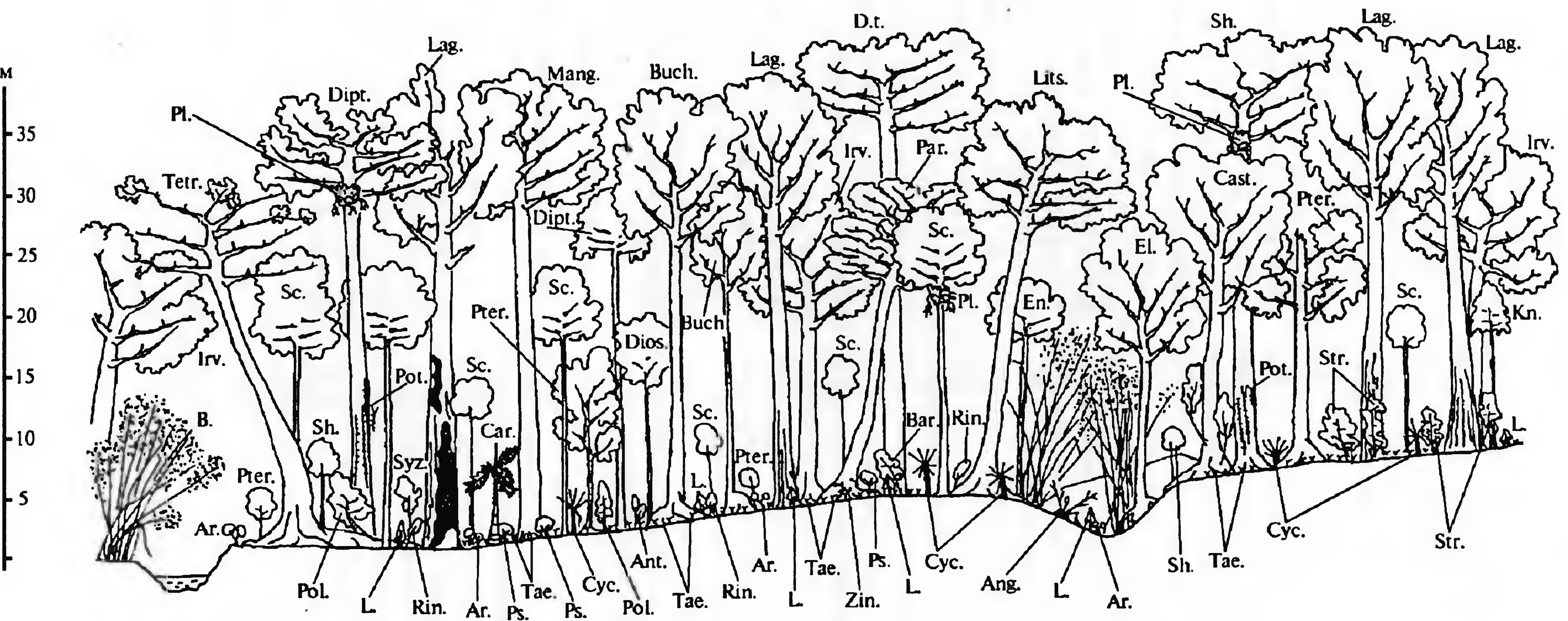


Рис. 28. Профильная диаграмма древостоя на слабо дренированных почвах в основании холма, 300 м над уровнем моря.

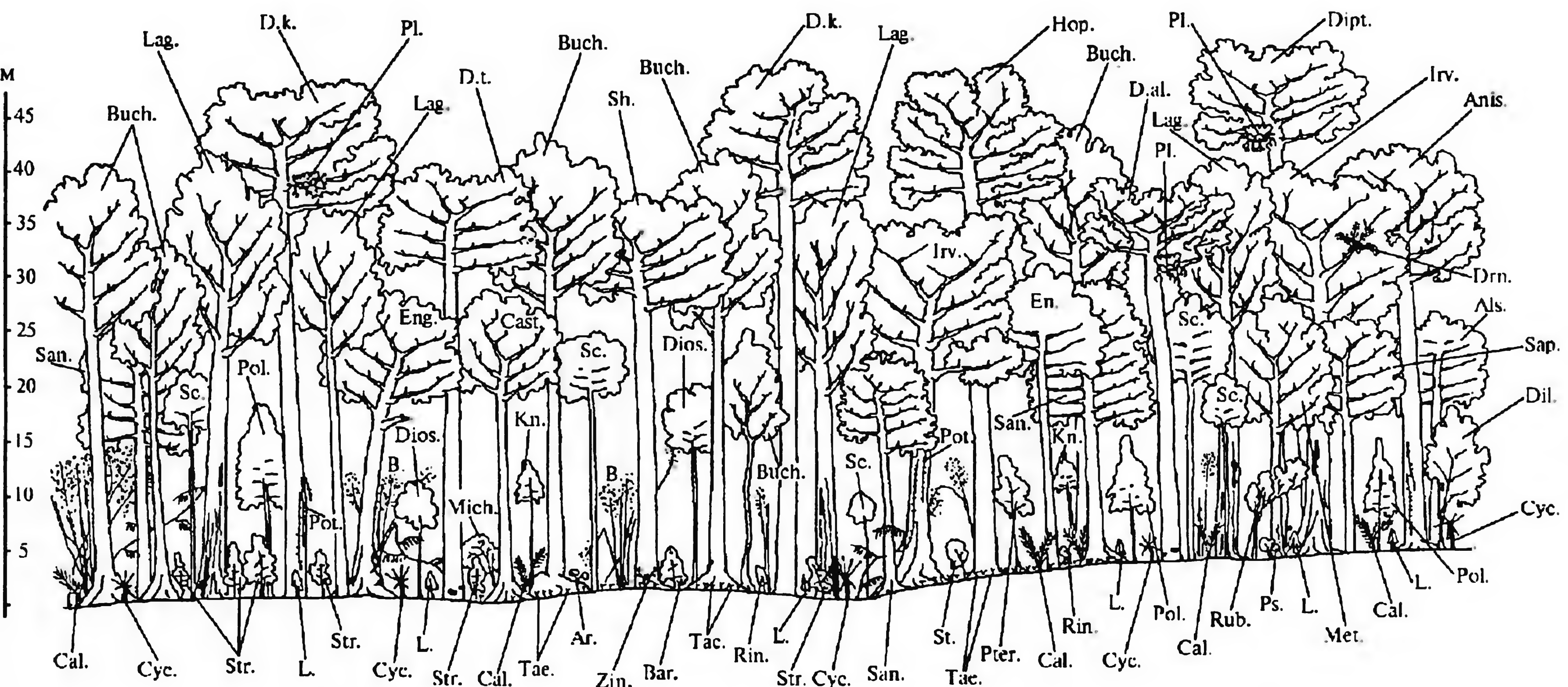


Рис. 29. Профильная диаграмма древостоя на хорошо дренированных почвах на холме и его пологих склонах, 350 м над уровнем моря.

carpaceae), *Lagerstroemia duperreana*, *L.* cf. *calyculata* Kuzz (Lythraceae), *Buchanania lucida*, *Swintonia* sp. (Anacardiaceae), единично отмечены *Dipterocarpus alatus* Roxb., *D. dyeri* (Dipterocarpaceae), *Mangifera cochinchinensis* (Anacardiaceae). На некоторых участках главные породы могут образовывать монодоминантные группы, расстояние между стволами деревьев в таких группах от 3 до 12 м, кроны перекрываются. На скелетных ветках деревьев обычны крупные, долго живущие эпифиты, такие как *Platycerium grande* (Polypodiaceae). **Второй подъярус** высотой до 30–35 м хорошо развит. Диаметры стволов до 100–120 см. Кроны овальные, часто плотные. Досковидные корни обычны. Доминирует в подъярусе *Irvingia malayana* (Irvingiaceae), со-доминантом является *Sandoricum koetjape* (Meliaceae). Обычны: *Canarium* sp., *Dacryodes rostrata* (Burseraceae), *Sindora cochinchinensis*, *Parkia dongnaiense* (Fabaceae), *Metadina trichotoma* (Rubiaceae), *Calophyllum* sp. (Clusiaceae), *Castanopsis* sp. (Fagaceae), *Anisoptera robusta* (Dipterocarpaceae), *Endospermum sinensis* (Euphorbiaceae); единично — *Tetrameles nudiflora* (Datiscaceae). **Третий подъярус** — деревья высотой 15–25 м, чаще до 20 м. Доминирует *Scaphium lychnophorum* (Sterculiaceae) — этот вид иногда формирует группы из разновозрастных растений. Кроны деревьев компактные, плотные, шаровидные по форме, радиусом 2–3 м. Стволы деревьев прямые колоновидные, в основании формируются небольшие досковидные корни. Единично отмечены экземпляры *Scaphium* высотой 25–27 м и диаметром 40–50 см. В третьем подъярусе также встречаются следующие древесные породы: *Pterospermum* sp. (Sterculiaceae), *Knema longifolia* (Myristicaceae), *Sapium* cf. *baccatum* (Euphorbiaceae), *Diospyros* sp. (Ebenaceae), *Garcinia* sp. (Clusiaceae), *Fagraea* sp. (Loganiaceae), *Hibiscus macrophyllus* Roxb. ex Horn. (Malvaceae), *Nephelium* sp. (Sapindaceae), *Elaeocarpus darlacensis*, *Elaeocarpus* sp. (Elaeocarpaceae); единично отмечены *Alstonia* cf. *spathulata* Bl. (Apocynaceae) и *Engelchardia spicata* (Juglandaceae). **Четвертый подъярус** высотой 12–15 м, фрагментарный. Здесь встречаются: *Cratoxylum formosum* (Clusiaceae), *Vitex* sp. (Verbenaceae), *Colona evrardii*, *Grewia* sp. (Tiliaceae), *Polyalthia* sp. (Annonaceae), Gen. sp. (Rubiaceae). **Пятый подъярус** хорошо развит, высотой до 5–7 м. На отдельных участках доминируют следующие деревья: *Barringtonia cochinchinensis* (Lecythidaceae), *Streblus* sp. (Moraceae); обычны — *Lasianthus* sp., *Psychotria* sp., *Ixora* sp. (Rubiaceae), *Rinorea anguifera* (Violaceae), *Antidesma* sp., *Glochidion* sp., *Breynia* sp. (Euphorbiaceae), *Gonocaryum subrostratum* (Icacinaceae), *Ardisia* spp. (Myrsinaceae), *Euodia lepta* (Rutaceae); *Gnetum gnemon* (Gnetaceae) и *Michelia* sp. (Magnoliaceae) — последние два вида отмечены единично. Фоновыми являются пальмы *Pinanga* sp., *Caryota* sp. и *Licuala* sp.

Травы — в зависимости от состояния лесного полога ярус трав может быть фрагментарным или же почти сплошным, когда проективное покрытие достигает 80–100 %. Монодоминантные пятна формирует папоротник *Taenitis blechnoides*. Среди трав под пологом леса обычны : *Aglaonema* sp., *Alocasia* sp. (Araceae), *Bolbitis* cf. *annamensis* C. Chr. (Lomariopsidaceae), *Curculigo* sp. (Hypoxidaceae), *Dianella ensifolia* (Phormiaceae), *Hydrocotyle* sp. (Apiaceae), *Leea* sp. (Leeaceae), *Calathea* cf. *clossoni* (Marantaceae), *Costus* sp. (Costaceae), *Forrestia* sp. (Commelinaceae), *Alpinia* spp., *Globba* sp., *Curcuma* sp., *Zingiber* sp. (Zingiberaceae), *Peliosanthes* sp. (Convallariaceae), *Pandanus* sp. (Pandanaceae), *Tacca* sp. (Taccaceae), *Mapania* sp., *Cyperus* spp., *Carex* spp. (Cyperaceae), *Dracaena angustifolia* (Dracaenaceae) — достигающая высоты 4 м, а также cf. *Dendrocalamus* (Bambusoideae), достигающий высоты 15 м и имеющий стебли диаметром 8–12 см. Во влажных биотопах, по берегам постоянных водотоков произрастают *Pellionia* sp. (Urticaceae), *Donax* sp., *Phrynium* sp. (Marantaceae), *Lasia spinosa* (Araceae).

Бамбук под пологом ненарушенного леса присутствует в единичных экземплярах или образует плотные куртины диаметром до 1,5 м. При осветлении бамбук (например, в результате рубок или появления «окна») активизирует свое развитие и быстро осваивает открытые участки. Возобновление пород деревьев под пологом бамбука невозможно. Такие бамбучники на вырубках могут существовать неопределенно долго. Из лесных «окон», как правило, бамбук постепенно вытесняется вследствие затенения его подрастающими или восстанавливающимися деревьями.

Под пологом леса обычен *Cycas* cf. *pectinata* (Cycadaceae), который достигает высоты 2–2,5 м, диаметра стебля 30 см. Здесь это растение хорошо возобновляется семенами, — вокруг женских экземпляров обилен самосев. Важно отметить находку крупного папоротника *Angiopteris* sp. (Angiopteridaceae). Экземпляр этого растения найден на склоне временного водотока в бамбучнике, т.е. на участке с нарушенным древостоем. В непосредственной близости от него имелись пни, оставшиеся от крупных деревьев (предположительно из сем. Dipterocarpaceae). Давность рубки, по состоянию пней — 8–10 лет. Папоротник *Angiopteris*, является эндемиком Индокитая, во Вьетнаме встречается преимущественно в горах централь-

ной и северной частей страны. Ближайшая к массиву Ма Да точка, где были ранее обнаружены эти растения — Кат Лок (провинция Лам Донг), на высотах 300–350 м над уровнем моря, в тенистых долинах и по берегам постоянных водотоков.

Лианы — разнообразие лиан значительно, при этом прослеживается доминирование растений определенных семейств, таких как Thymelaeaceae (*Linostoma scandens*), Acanthaceae (*Thunbergia grandiflora* (Rottl.) Roxb.), Simaroubaceae (*Harrisonia perforata*) и Fabaceae (*Lasiobema cardinale*). Это лианы, являющиеся индикаторами влажных биотопов. Обычны также *Calamus* sp., *Korthalsia* sp. (Arecaceae), *Bauhinia* sp., *Acacia* cf. *pinnata* (Fabaceae), *Partenocissus cuspidifera*, *Ampelopsis cantoniensis*, *Cissus* spp. (Vitaceae), *Artabotrys* sp. (Annonaceae), *Ventilago* cf. *calyculata* (Rhamnaceae), *Alleanthus kurzii* (Moraceae), *Grewia astropetala* (Tiliaceae), *Tetracera loureiri* (Dilleniaceae), *Uncaria* sp. (Rubiaceae), *Capparis* cf. *micracantha* (Capparaceae), *Agelaea trinervis*, *Rourea mimosoides*, *Connarus* sp. (Connaraceae), *Combretum* sp., *Quisqualis indica* (Combretaceae) — последний вид (*Q. indica*) найден только на высотах 300–350 м. Среди других лиан обычны представители сем. Cucurbitaceae, Passifloraceae, Menispermaceae, Verbenaceae, Smilacaceae, Loganiaceae, Convolvulaceae, Oleaceae (*Jasminum* sp.), Araceae (*Pothos scandens*), Gnetaceae (*Gnetum* sp.), Araliaceae (*Aralia* sp.), Ancistrocladaceae, Piperaceae и некоторых других, в том числе папоротники *Lygodium* sp. (Schizeaceae).

Эпифиты обильны и представлены следующими растениями *Drynaria quercifolia*, *D. rigidula*, *Platycerium grande* (Polypodiaceae), *Cymbidium* sp., *Dendrobium* sp., *Bulbophyllum* sp., *Eria* spp., *Coelogyne* cf. *trinervis*, *Oberonia* sp., *Pholidota imbricata* (Orchidaceae), *Dischidia* sp., *Hoya* sp. (Asclepiadaceae), *Aeschynanthus* sp. (Gesneriaceae), *Nephrolepis* sp., *Davallia* sp. (Davalliaceae), *Hedychium bousigonianum* (Zingiberaceae), *Lycopodium* sp. (Lycopodiaceae). Полуэпифиты обильны, — это, в основном, мощные *Ficus* sp. (Moraceae), которые поселяются, преимущественно, на *Lagerstroemia*, *Irvingia* и *Dipterocarpus*. Среди других полуэпифитов обычен *Poikilospermum suaveolens* (Cecropiaceae), единично отмечены *Fagraea* sp. (Loganiaceae) и *Schefflera* sp. (Araliaceae).

Список сокращений, принятых на рисунках 23–29 (профильных диаграммах)

Ad. — *Adina*
Agl. — *Aglaonema*
Agr. — *Agrostophyllum*
Al. — *Alocasia*
Alb. — *Albizia*
Als. — *Alstonia*
Amp. — *Ampelopsis*
An. — Annonaceae
Anc. — *Ancistrocladus*
Anis. — *Anisoptera*
Ant. — *Antidesma*
Ap. — *Aporusa*
Ar. — *Ardisia*
Arg. — *Argirea*
Art. — *Artocarpus*
As. — *Asplenium*
B. — Bambusoideae
Bac. — *Baccaurea*
Bar. — *Barringtonia*
Bau. — *Bauhinia*
Big. — Bignoniaceae
Bom. — *Bombax*
Br. — *Breynia*
Brc. — *Barclaya*
Bri. — *Bridelia*
Buch. — *Buchanania*
Bur. — Burseraceae
Cal. — *Calamus*
Calph. — *Calophyllum*
Canr. — *Canarium*
Car. — *Caryota*
Carl. — *Carallia*
Carx. — *Carex*
Cast. — *Castanopsis*
Chi. — *Chisocheton*
Cin. — *Cinnamomum*
Cl. — *Cleidion*
Coe. — *Coelogyne*
Col. — *Colona*
Conv. — Convolvulaceae
Cr. — *Croton*
Crt. — *Cratoxylum*
Cu. — *Curculigo*
Cur. — *Curcuma*
Cyc. — *Cycas*
Cym. — *Cymbidium*
D. al. — *Dipterocarpus alatus*
D. d. — *Dipterocarpus dyeri*
D. k. — *Dipterocarpus kerrii*
D. t. — *Dipterocarpus turbinatus*
Dal. — *Dalbergia*
Dil. — *Dillenia*
Dios. — *Diospyros*
Dipt. — *Dipterocarpus*
Dis. — *Dischidia*
Don. — *Donax*
Dr. — *Dracaena*
Drn. — *Drynaria*
El. — *Elaeocarpus*
Eng. — *Engelchardia*
Ent. — *Entada*
Euo. — *Euodia*
Eup. — *Eupatorium*
Euph. — Euphorbiaceae
Eur. — *Eurycoma*
F. — *Fagrae*
Fic. — *Ficus*
Fic. p. — *Ficus pumila*
Fl. — *Flagellaria*
Gar. — *Garcinia*
Gard. — *Gardenia*
Gn. — *Gnetum*
Gn. g. — *Gnetum gnemon*
Gom. — Gomphia
Gon. — *Gonocarium*
Gr. — *Grewia*
Hel. — *Helicia*
Homl. — *Homalomena*
Hop. — *Hopea*
Horsf. — *Horsfieldia*
Irv. — *Irvingia*

Ix. — *Ixora*
Kn. — *Knema*
Kor. — *Korthalsia*
L. — *Lasianthus*
Lag. — *Lagerstroemia*
Las. — *Lasiobema*
Laur. — Lauraceae
Le. — *Leea*
Lic. — *Licuala*
Lit. — *Lithocarpus*
Lits. — *Litsea*
Ls. — *Lasia*
Mac. — *Macaranga*
Mal. — *Mallotus*
Mang. — *Mangifera*
Map. — *Mapania*
Mel. — Meliaceae
Mem. — *Memecylon*
Mels. — *Melastoma*
Mlst. — Melastomataceae
Met. — *Metadina*
Mich. — Michelia
Mim. — *Mimosa*
Mor. — *Morinda*
Neph. — *Nephelium*
Nphr. — *Nephrolepis*
Os. — *Ostodes*
Pan. — *Pandanus*
Par. — *Parkia*
Parcl. — *Paracleisthus*
Part. — *Parthenocissus*
Ph. — *Phrynium*
Pho. — *Phoebe*
Phyl. — *Phyllanthus*
Phyl. t. — *Phyllanthus taxodiifolius*
Pil. — *Piliostigma*
Pin. — *Pinanga*
Pip. — *Piper*
Pl. — *Platycerium*
Poa. — Poaceae
Poi. — *Poikilospermum*
Pol. — *Polyalthia*
Pot. — *Pothos*
Ps. — *Psychotria*
Pter. — *Pterospermum*
P. n. — *Podocarpus neriifolius*
Ran. — *Randia*
Rh. — *Raphidophora*
Rin. — *Rinorea*
Rub. — Rubiaceae
Sag. — *Sageraea*
San. — *Sandoricum*
Sap. — *Sapium*
Sc. — *Scaphium*
Sh. — *Shorea*
Sin. — *Sindora*
Sm. — *Smilax*
St. — *Sterculia*
Sten. — *Stenochlaena*
Ster. — Sterculiaceae
Str. — *Streblus*
Syz. — *Syzygium*
T. — termites (термитник)
Tac. — *Tacca*
Tae. — *Taenitis*
Tar. — *Tarrietia*
Term. — *Terminalia*
Tet. — *Tetrastigma*
Tetr. — *Tetrameles*
Th. — Theaceae
Til. — Tiliaceae
Tr. — *Trema*
Uv. — *Uvaria*
Vat. — *Vatica*
Ver. — Verbenaceae
Vit. — *Vitex*
Wen. — *Saprosma*
Wr. — *Wrightia*
Xer. (Xr.) — *Xerospermum*
Zan. — *Zanthoxylum*
Zin. — Zingiberaceae
Ziz. — *Ziziphus*

ГЛАВА 7. ПОВИДОВЫЕ ОЧЕРКИ О РАСТЕНИЯХ РАВНИННОГО ДИПТЕРОКАРПОВОГО ЛЕСА

Деревья

***Dipterocarpus turbinatus* Gaertn. f. (Dipterocarpaceae)** предпочитает хорошо дренированные участки леса, встречается во временно заливаемых понижениях рельефа. Дерево достигает высоты 35–45 м, диаметра ствола 70–90 см. Высота начала кроны 20–25 м, радиус кроны — 6–9 м. Крона имеет овально-уплощенную форму. Листья простые, кожистые, плотные, без опушения, глянцевые. Край листа цельный, волнистый. Длина листовой пластинки 10–14 см, ширина — 7–9 см, длина черешка 3–4 см. Цветки розово-красные, диаметром 2,5–3,5 см, собраны в латеральные соцветия. Плод — орех с двумя языковидными выростами. Диаметр ореха — 1,2–1,8 см, длина крыла — 8–11 см, ширина 1,3–1,5 см. Порода листопадная. Опадение листьев происходит в марте-апреле, формирование новых листьев происходит в течение 12–16 дней, спустя 10–15 дней дерево цветет. Орехи созревают и опадают в начале влажного сезона (в мае-июне).

***Dipterocarpus intricatus* Dyer (Dipterocarpaceae)** — дерево открытых, савано подобных территорий, заливаемых водой во время влажного сезона. Почвы глеевые, лишенные гумусового горизонта, переувлажненные во влажном сезоне, они пересыхающие и растрескивающиеся в сухой период. Деревья растут небольшими группами. Дерево достигает высоты 12–15 м, диаметра ствола 25–35 см. Крона шаровидной формы радиусом — 2–4 м. Высота начала кроны 8–10 м. Листья простые, цельнокрайние, плотные, густо опушенные. Длина листовых пластинок 16–25 см, ширина — 10–15 см. Цветки собраны в пазушные соцветия, по 3–5 штук. По окраске цветки темно-розовые до красных, диаметром до 3 см. Плод — орех с двумя языковидными выростами. Плодоносит в апреле-мае. Листопадная порода, смена листьев происходит в марте.

***Shorea cochinchinensis* Pierre (Dipterocarpaceae)** предпочитает хорошо дренированные участки, не встречается в местах, затопляемых во время влажного сезона. Достигает высоты 35 м, диаметра ствола 50–70 (90) см. Высота начала кроны 20–25м. У основания кроны ствол часто искривлен. Кроны шаровидные или уплощенные по форме, радиусом 8–12 м. Листья простые, кожистые, гладкие, глянцевые. Край листа цельный. Длина листа 8–10 см, ширина 4–5 см. Черешок утолщенный, дугообразно изогнутый, длиной 8–10 мм. Цветки светло-желтые, диаметром 2–3 см, собраны в боковые или верхушечные соцветия, в соцветиях 20–30 цветков. Плод — орех с 4–5 языковидными выростами длиной 4–6 см, шириной 5–7 мм, диаметром 5–6 см. Корневая система мощная, глубокая, вертикальные корни заглубляются в почву до 3 м, горизонтальные скелетные корни удаляются от ствола на 7–10 м. В базальной части дерева с возрастом образуется 3 мощных досковидных корня, высота которых до 1,8 м, длина основания каждого их них — до 2 м, толщина ребер — до 30 см. Кора стволов коричневого цвета плотная, толщиной 1,5–2 см. На стволах деревьев, получивших механические повреждения, выступает смола в виде коричневых потеков.

Порода листопадная, начало смены листьев приурочено к началу влажного сезона (май-июнь). Смене листьев предшествует рост новых побегов и появление листьев новой генерации. Цветет в апреле-мае, т. е. до смены листьев. Продолжительность цветения 7–10 дней, цветки опыляются насекомыми. Плодоношение в мае-июне ежегодно. Старые экземпляры не плодоносят. Орехи прорастают после первого же дождя, всхожесть высокая. Часть плодов повреждается грызунами. Благодаря обильному плодоношению самосев и подрост шореи встречается часто.

На стволе и в кроне дерева обильны эпифиты, представленные, в основном, растениями из сем. Asclepiadaceae (*Dischidia collyris, D. hirsuta*), Orchidaceae (*Bulbophyllum* spp., *Dendrobium* spp., *Eria* spp., *Luisia* sp., *Pholidota imbricata*), Polypodiaceae (*Drynaria quercifolia, Platycerium grande*). На стволах обычны лианы и полуэпифиты из сем. Araceae (*Pothos scandens, Raphidophora hongkongensis*).

Продолжительность жизни, по нашим косвенным оценкам до 200 лет. На стволах *Sh. cochinchinensis* и других представителей сем. диптерокарповых часто наблюдаются образования, напоминающие раковые. Они возникают, в основном, непосредственно под кроной дерева и представляют собой потенциальные места излома. Причины их появления нам не известны. В лесном массиве Ма Да при выборочных рубках изымаются крупные экземпляры шореи высотой 35–40 м и объемом ствола приблизительно 10 $м^3$. Следует отметить, однако, что эта порода добывается не столь интенсивно, как *Dipterocarpus dyeri*.

***Irvingia malayana* Oliv. et Benn. (Irvingiaceae)** — фоновый вид, встречающийся как на хорошо дренированных, так и на временно затопляемых почвах с мощным глеевым горизонтом. Высокое (35–40 м) массивное дерево с мощной корневой системой. От горизонтальных поверхностных корней вглубь почвенной толщи (на 1,6–2,0 м) уходят вертикальные корни. Одной из характерных особенностей этой породы является

наличие 4–5 крупных досковидных корней. У старых деревьев досковидные корни поднимаются по стволу на высоту 5–6 м, длина основания каждого из них достигает 3–4 м. Диаметр ствола над досковидными корнями до 140 см. Крона ажурная, светлая. Высота начала кроны 12–15 м, радиус кроны — до 30 м. Кора мягкая, тонкая, мелко-продольно-трещиноватая, светло-коричневого цвета. Листья очередные, простые мягкие, мелкие (длина 6–8 см, ширина 2–3 см, площадь 12–15 см^2). Цветки размером 5–8 мм, желтого цвета с приятным запахом, собраны в верхушечные соцветия. Плод — сочная костянка зеленого цвета, весом 15–20 г, на вкус горькая. Цветение наблюдается в конце марта, спустя непродолжительное время после смены листьев. Деревья этого вида в древостое зацветают почти одновременно (с разницей 1–2 дня) и в течение 4–7 дней их кроны окрашены в желтый цвет. Сладкий медовый запах, издаваемый цветками, ощущается за несколько десятков метров от дерева. В кроне обильны насекомые, питающиеся нектаром и пыльцой. Плодоносит в июне, обильно. Находящиеся в кроне плоды поедаются белками. Масса плодов на 1 м^2 проекции кроны составляет, приблизительно, 900 г или 60 плодов. Масса плодов у крупного дерева достигает, по нашим оценкам, 500 кг или 30–35 тыс. штук. Около 90 % от общего количества созревших плодов повреждается грызунами. Упавшие с деревьев плоды разносятся дождевыми потоками и, возможно, лесными крысами.

На стволе и скелетных ветвях ирвингии обильны эпифиты, среди которых обычны *Pothos scandens, Raphidophora hongkongensis* (Araceae), на скелетных ветках — папоротники из сем. Aspleniaceae (*Asplenium nidus*), Polypodiaceae (*Drinaria quercifolia, Platycerium grande*), в то время как орхидеи почти не встречаются. Обилию эпифитов способствуют наличие низко расположенных мощных (диаметром до 50 см) горизонтальных скелетных ветвей, рассеянное солнечное освещение внутри кроны, а также размеры листьев. Небольшие по размерам листья накапливаются в «корзинках» эпифитных папоротников. Масса листового опада под деревьями составляет 550–620 г/м^2, что сопоставимо с таковой у *Dipterocarpus dyeri*. Листья в опаде лежат плотно, слоем толщиной 1–2 см, полностью деструктируют к середине влажного сезона. Термиты не питаются листьями ирвингии. Порода плохо возобновляется семенами — подрост в обследованном массиве встречается редко.

Mangifera cochinchinensis **Engl. (Anacardiaceae)** — обычный для равнинных лесов вид. Достигает высоты 30–35 м (до 45 м), диаметра ствола 70–80 см. Ствол колонновидный с плотной серо-коричневой корой. Крона плотная, у молодых деревьев шаровидная по форме, у старых — уплощенная. Радиус кроны до 8 м. Листья простые, плотные, длиной 14–16 см, шириной 4–5 см (средняя площадь 30 см^2), с утолщенным в основании черешком длиной 3–5 см. Плод — костянка размером 4 × 2 см с тонким околоплодником.

Листья опадают в декабре, нередко образуя нижний (первый) слой листового опада. Масса листового опада в пределах проекции кроны — 500–600 г/м^2. Термиты питаются опавшими листьями мангиферы в конце влажного сезона. В сентябре-октябре на листьях обильны мелкие сапротрофные грибы *Marasmius* sp. Цветет в марте-апреле, плодоносит в мае-июне. Раз в 3–4 года наблюдается обильное плодоношение. Всхожесть семян высокая — 60–70%. Обилен самосев и разновозрастный подрост мангиферы. Крупные полуэпифиты из сем. Araceae нередко встречаются на стволе этой породы, в кроне наблюдаются эпифиты из сем. Orchidaceae (*Oberonia* sp.) и лишайники.

Lagerstroemia duperreana **Pierre ex Gagn. (Lythraceae)** достигает высоты 30–35 м, диаметра ствола 70–80 (90) см. Крона светлая, ажурная, цилиндрической формы радиусом 6 м. Высота начала кроны 15–20 м. Кора стволов светло-серая с зеленоватыми овальными пятнами длиной 10–15 см. Листья простые длиной 7–8 см и шириной 2–3 см, мягкие. Листорасположение супротивное. Побеги в сечении четырехгранные. Цветки собраны в крупные верхушечные соцветия, опыляются насекомыми. Плод — коробочка с мелкими (размером 1,5–2,5 мм) семенами. Птицы, особенно попугаи, активно питаются семенами лагерстремии.

Порода листопадная, опадение листьев в декабре, новые листья появляется только в апреле. Это одна из немногих пород равнинных лесов, имеющих длительный период покоя. Масса листового опада в пределах кроны — 500–600 г/м^2. Сохранность опада низкая — листья в опаде разлагаются к середине влажного сезона. Цветет в мае-июне, отдельные цветущие деревья встречаются до начала июля. Семена созревают в конце влажного сезона (в сентябре-октябре). Подрост встречается единично, самосев нами не отмечен.

Стволы деревьев имеют как продольные углубления, борозды, так и пустоты. С возрастом дерева объем пустот увеличивается, в них поселяются пчелы, птицы, белки, летучие мыши, панголины, медведи. Эти животные могут заносить

семена разных растений. Вероятно с этим связано почти постоянное присутствие на крупных экземплярах *Lagerstroemia duperreana* полуэпифитных фикусов-душителей (*Ficus spp.*).

***Sindora cochinchinensis* H. Bail (Fabaceae)** — встречается единично, что, возможно, связано с активными (в прошлом) рубками этой породы. Достигает высоты 30–35 м, диаметра ствола 80–90 см. Крона шаровидная, плотная. Высота основания кроны 20–25 м, радиус кроны 5–7 м. Листья сложные, длиной 20–25 см, состоящие из 4–6-и простых листочков овальной формы длиной 3–4 см, шириной 3 см. Опадение старых листьев происходит в декабре, новые листья появляются через 20–25 дней. Цветет в январе, семена созревают в апреле-мае. Цветки зеленовато-желтые, диаметром 10–15 мм, собраны в плотные боковые соцветия. Плод — боб с 2–3 семенами. Лесные грызуны активно питаются опавшими семенами, возможно, по этой причине самосев и подрост встречаются единично.

***Sandoricum koetjape* (Bum. f.) Merr. (Meliaceae)** — фоновый вид, достигает высоты 25–30 м, диаметра ствола до 100 см. Кора гладкая, серого цвета, на срезе — красного. Крона массивная, очень плотная, овальная или шарообразная по форме, радиусом 7–9 м. Основание кроны располагается на высоте 12–14 м. Листья сложные, состоящие из 3-х простых овальных по форме (длиной 5–7 см), мягких опушенных листочков. Площадь сложного листа 120–200 см^2. Плод — коробочка, весом 40–50 г, с 5-ю крупными почкообразными семенами. Листья начинают опадать в декабре. Через 15–20 дней после листопада формируются новые листья. В пределах проекции кроны масса листового опада составляет 600–700 г/м^2. К середине влажного сезона опад полностью перерабатывается, уже в сухом сезоне после редких дождей им активно питаются термиты.

Цветет сразу после замены листьев в конце декабря-январе, продолжительность цветения 7–10 дней. Цветки опыляются насекомыми. Плодоносит в апреле-мае. Плодоношение ежегодное и обильное. Семена прорастают к середине июля, всхожесть высокая. На поверхности почвы семена активно поедаются лесными грызунами. Самосев редок, подрост единичен.

***Tarrietia javanica* Bl. (Sterculiaceae)** — фоновый вид, достигает высоты 35–40 м, диаметра ствола 90–110 см. Крона массивная, шаровидная, с возрастом — уплощенная. Высота основания кроны 17–20 м, радиус кроны 5–7 м. Кора темно-серая, на срезе — бело-розовая. Формирует 3 мощных досковидных корня, высота которых до 4 м, длина основания 2–4 м. Листья пальчато-сложные, состоящие из пяти простых, длиной 8–10 см и шириной 3–4 см. Плод — коробочка с семенами-крылатками. Вес крылатки колеблется в пределах 1,0–1,5 г. Смена листьев происходит в декабре-январе. Сроки цветения и плодоношения не установлены (следует отметить, что у большинства других представителей сем. Sterculiaceae семена созревают в начале влажного сезона). Семена разлетаются на расстояние в несколько десятком метров от дерева. Обилен самосев и разновозрастный подрост.

***Scaphium lychnophorum* (Hance) Kost. (Sterculiaceae)** — фоновое дерево высотой до 25 м, диаметр ствола до 50 см. Ствол прямой, в сечении круглый. Кора гладкая, коричневого цвета с серыми пятнами лишайников, на срезе — бледно-розовая с желтыми продольными штрихами. Крона плотная, компактная, шарообразная. Высота основания кроны 16–17 м, радиус 2–3 м. Досковидные корни сравнительно небольшие, обычно в количестве 3–5, высотой 30–50 см, протяженностью 50–70 см, толщина ребер 4–6 см. Листья крупные (длиной 20–25 см, шириной 12–14 см), кожистые, плотные, слабо сердцевидные по форме, с черешком длиной 15–20 см. Ювенильные листья — пальчато-рассеченные длиной 35–40 см, шириной 30–35 см, черешок листа длиной 30–40 см, имеет два веретенообразных утолщения — в основании и в верхней части. Плод — коробочка. Семена диаметром 1 см с двумя, сросшимися в виде лодочки, крыловидными выростами длиной до 10 см. Плодоношение наблюдается в марте. После первых интенсивных дождей в мае семена начинают прорастать, всхожесть их высокая. Вокруг материнских растений отмечен обильный самосев. На почве семена поедаются лесными грызунами. Листьями в опаде охотно питаются термиты.

***Metadina trichotoma* var. *aralioides* (Zoll. ex Mor.) Bakh (Rubiaceae)** — фоновый вид, достигает высоты 25 м, диаметра ствола 60–70 см. Ствол темно-серый с продольно-бороздчатая поверхностью. На срезе кора имеет розовую окраску. Взрослые деревья с небольшими досковидными корнями. Крона цилиндрическая, радиусом 4–6 м, начинается с высоты 12–15 м. Листья простые, длиной 10–13 см, шириной 4–5 см. Листья опадают в декабре, новые листья формируются через 15–20 дней после опадения старых. Цветет и плодоносит в начале влажного сезона. Плод — сухая костянка диаметром 5–7 мм. В подлеске обычен самосев и подрост. На стволе и в кроне поселяются эпифиты, полуэпифитные фикусы, внутри стволов часто образуются пустоты.

***Pterospermum* cf. *grandiflorum* Craib (Sterculiaceae)** — фоновый вид, нередко встречаются крупные экземпляры высотой 26–28 м, с диаметром ствола 60–80 см. Ствол неровный, часто искривлен, поверхность ствола бугристая, внутри стволов (в основном, в комлевой части) образуются пустоты. Кора гладкая, тонкая, красно-коричневого цвета, на срезе — розового цвета. Крона шаровидная радиусом 4–5 м, основание кроны расположено на высоте 15–18 м. С возрастом форма кроны нередко деформируется, у многих деревьев часть ветвей кроны усыхает. Листья простые, плотные, длиной 8–11 см, шириной 4–6 см, сверху темно-зеленые, снизу — с коротким густым серебристым опушением. Цветки одиночные, крупные — диаметром до 7 см, серебристо-желтые. Плод — крупная (10–12 см) коробочка с семенами весом 0,5–1,0 г, имеющими крыловидные выросты. Опадают листья в декабре. Цветение — в июне. Хорошо возобновляется семенами. В подлеске много самосева и разновозрастного подроста этой породы.

***Knema linifolia* (Roxb) Warb. (Myristicaceae)** — фоновый вид, достигает высоты 17–22 м, диаметра ствола 20–25 см. Ствол прямой, круглый в сечении. Кора серо-зеленая, гладкая, очень тонкая, отслаивается отдельными фрагментами. На свежем срезе мгновенно выступает обильный сок ярко-красного цвета, отчего местное название дерева звучит как «кровь собаки». Крона компактная, по форме треугольная или овальная (у старых деревьев), радиусом 1,5–2 м. Высота основания кроны 14–17 м. Скелетные ветви отходят от ствола под прямым углом. Побеги густо опушены, опушение короткое. Листья простые, плотные, поникающие, в зависимости от места расположения их в кроне дифференцированы по размерам: листья нижней части кроны имеют размеры 30–40 (50) × 7–10 см, на верхних скелетных ветвях — 15–20 × 5–7 см. Черешок листа утолщенный, короткий, в результате этого лист почти сидячий. Нижняя поверхность листьев окрашена в голубой цвет. Цветение происходит до появления новых листьев. Плодоношение обильное, сроки: конец сухого — начало влажного сезона. Плод — коробочка, семена овальные, диаметром 10–14 мм, с темно-красным аррилусом. Вывалившиеся из коробочек семена охотно поедают птицы и мелкие млекопитающие. Смена листьев полная, отмечается в декабре, после нее некоторое время (2–4 недели) деревья находятся в безлистном состоянии. Подрост и самосев обычны. На открытых местах (опушках, обочинах дорог) вертикальный прирост у молодых деревьев составляет 40–50 см.

***Antidesma roxburghii* Wall. (Euphorbiaceae)** предпочитает хорошо дренированные почвы, встречается и во временно заливаемых понижениях на глеевых почвах. Достигает высоты 2–3 (4) м и диаметра ствола 1,5–3,0 см. Крона ажурная. Высота основания кроны 0,5–1,5 м. Листья простые, тонкие, поникающие, длиной 7–9 см, шириной 2–3 см, с оттянутым кончиком. Соцветие — сережка, формируется на побегах, ветвях и стволе (по нашим наблюдениям последняя особенность в большей степени присуща деревьям высотой 3–3,5 м). Цветки мелкие невзрачные. Плод — овальная костянка диаметром 6–7 мм, розового или красного цвета. Цветет и плодоносит в течение всего года, за исключением июля и августа. Пик цветения и плодоношения приходится на начало влажного сезона. Хорошо возобновляется семенами. Обилен самосев. Плодами на дереве питаются птицы, а опавшие на поверхность почвы — плоды растаскивают крупные муравьи.

Теневыносливое растение. Быстро реагирует на осветление, выдерживает прямое солнечное освещение, хорошо чувствует себя в «окнах». Здесь у растений наблюдается активное ветвление, формируется плотная крона, поверхность листовой пластинки становится глянцевой, окраска листа из светло-зеленой изменяется до темно-зеленой; плоды приобретают более яркую красную окраску.

***Sageraea elliptica* Hook. et Th. (Annonaceae)** — фоновое дерево на хорошо дренированных почвах. Часто растет группами. Достигает высоты 10–12 м (реже 14–15 м), диаметра ствола 20–35 см. Кора гладкая, мягкая, тонкая — 1–2 мм, серо-зеленого цвета. Крона у молодых деревьев плотная, треугольная по форме, у старых — рыхлая, овально-цилиндрическая, радиус кроны 2,0–2,5 м. Скелетные ветки отходят от ствола под прямым углом. Высота основания кроны 3–5 м. Листья простые, очень плотные, длиной 20–30 см, шириной 5–7 см, сверху темно-зеленые, снизу — светло-зеленые. Цветут и плодоносят разные деревья в индивидуальные сроки: цветение наблюдается с февраля по май, плодоношение — с апреля по июнь. Цветки мелкие, невзрачные, серовато-зеленые, диаметром 10–12 мм, развиваются на небольших бугорках на стволе, быстро опадают. Плод — коробочка с плоскими (до 1 мм толщиной) семенами диаметром 6–8 мм. Смена листьев постепенная, происходит, в основном, в мае-июне. Листья на нижних ветках держатся 3–4 года, на них со временем поселяются эпифиллы — водоросли и мхи. Молодые листья светло-зеленые, глянцевые, появляются в июне. Цветут и плодоносят растения достигшие высоты 3–4 м.



Под пологом тропического леса



Hopea odorata высотой 40 м диаметром 60 см





Светлый диптерокарповый лес с хорошо развитым ярусом трав



Древостой с доминированием *Lagerstroemia duperreana*, высота деревьев 35–40 м, диаметры стволов до 1 м



Крона *Dipterocarpus kerrii*, высота дерева 45 м



Саванный участок в понижении рельефа

Цветение в феврале-марте, плодоношение в апреле-мае, единично плодоносящие деревья встречаются до конца августа. Хорошо возобновляется семенами. В лесу обилен самосев и подрост.

***Baccaurea sapida* Mueii. (Euphorbiaceae)** — фоновое дерево для плакорных участков с дренированными почвами. Взрослые деревья достигают высоты 10–14 м (в среднем 8–10 м), диаметра ствола 30 см. Поверхность ствола с продольными бороздами. Кора мягкая, гладкая, тонкая (1–2 мм) светло-серого цвета с овальными коричневыми пятнами (7 × 12 мм), срез коры — желтый. Корневая система поверхностная с тонкими (5–7 см) вертикальными корнями, углубляющимися в почвенную толщу до 1,6 м. В основании ствола формируются досковидные корни высотой 25–40 см, протяженностью 50–70 см, толщиной 3–4 см. В стволах нередко образуются углубления и дупла, заселяемые, в основном, муравьями. Форма кроны — цилиндрическая, радиус кроны 2–3 м. Высота основания кроны 4–6 м. Крона плотная, сильно затеняющая под собой поверхность почвы. Скелетные ветки неровные, искривленные, отходят от ствола почти под прямым углом. Листья простые, овально-заостренные, длиной 11–15 см, шириной 4–6 см, с оттянутой верхушкой и дважды утолщенным черешком длиной 3–4 см. На побеге (длиной 3–5 см) листья сближены наподобие розетки, количество листьев на побеге от 4 до 14. Цветки мелкие (6–10 мм), розовато-коричневые, собраны в соцветия длиной 20–30 см. Соцветия развиваются на стволе и в основании нижних ветвей кроны. Цветение обильное. Смена листьев постепенная, начинается в начале влажного сезона и растянута на несколько недель. Цветет в декабре-январе, плодоносит в последней декаде февраля. Плод — трехстворчатая коробочка с тремя овальными семенами. Плодоносят деревья с диаметром ствола 8–10 см. Масса плодов значительная. Коробочки зрелых плодов, подсыхая, растрескиваются и семена высыпаются. Опавшие семена охотно поедают лесные животные. Всхожесть семян высокая. Обычен самосев и подрост. Часто встречается совместно с *Barringtonia, Buchanania, Dipterocarpus.*

***Barringtonia cochinchinensis* (Miers) Merr. (Lecythidaceae)** — фоновый вид, встречается повсеместно, часто растет разновозрастными группами, выдерживает временное затопление. Достигает высоты 9–12 м и диаметра ствола 40 см, но такие экземпляры единичны, чаще встречаются деревья высотой 6–9 м, с диаметром ствола до 25–30 см. Поверхность ствола мелко-поперечно-морщинистая или бугристая. Кора мягкая, толщиной 10–15 мм, зеленовато-серая. Крона плотная, полушаровидная по форме, сильно затеняющая под собой поверхность почвы. Высота основания кроны 1,5–3 м, радиус кроны — до 4 м. Ветки от ствола отходят горизонтально, затем, после середины, поникающие. Листья простые, длиной до 25 см, шириной 4–6 см, край листа мелкозубчатый (у теневых листьев зубцы имеются лишь на вершине листа), верхушка — оттянутая, черешок длиной 2–3 см. Сама листовая пластинка дугообразно изогнута. Листорасположение очередное, листья сближены на концах побегов наподобие розетки. Соцветия боковые, длиной 20–30 см, поникающие, с 7–12-ю крупными розовыми цветками, несущими многочисленные длинные (4–5 см) тычиночные нити. Плод — веретенообразная коробочка серовато-зеленого цвета длиной 5–8 см, диаметром 2–2,5 см. Цветет с ноября по август, массовое цветение приходится на ноябрь-декабрь. Отдельные экземпляры *B. cochinchinensis* цветут и плодоносят в течение всего влажного сезона. Цветки в соцветиях раскрываются в вечерние часы (после захода солнца) и последовательно (от основания к вершине), сохраняются приблизительно до полудня следующего дня, затем опадают. Опыляются насекомыми: жуками, пчелами, бабочками, при этом насекомых, посещающих цветки, часто атакуют крупные агрессивные муравьи, питающиеся нектаром цветков. Опавшие плоды поедаются белками и крысами. Во влажных условиях плоды прорастают в течение 5–7 дней. Под пологом леса обычен подрост этой породы, но самосев — единичен. Смена листьев частичная, опадают листья 2–3 летнего возраста. Запас опада в границе проекции кроны — 400–600 г/м². Начало листопада приходится на декабрь-январь. Поступление листьев в опад отмечается в течение всего влажного сезона. Листья на поверхности почвы активно поедаются термитами.

На стволе и в кроне дерева поселяются эпифиты: *Asplenium nidus* (Aspleniaceae), *Bulbophyllum* sp., *Pholidota imbricata* (Orchidaceae). Листовые пластинки могут быть покрыты эпифиллами. В густой кроне *B. cochinchinensis* задерживаются листья, опавшие с диптерокарпов. Эти листья используют муравьи для сооружения гнезд. Диаметр сооружаемых гнезд 20–30 см, число их в кроне одного дерева может достигать от 3 до 7. Нижние скелетные ветви со временем нередко обламываются в основании. В таких местах на стволах деревьев формируются углубления диаметром до 5 см, в которых в сезон дождей может накапливаться вода, что способствует

развитию гнилей в древесине. В других, сухих углублениях иногда селятся пчелы и муравьи.

***Xerospermum microcarpum* Pierre (Sapindaceae)** — в лесном массиве Ма Да обычен, иногда растет группами из 3–4 деревьев. Достигает высоты 20–25 м, диаметра ствола 80–90 (110) см. Ствол с глубокими (7–10 см) продольными бороздами, также на поверхности стволе часто образуются поперечные наплывы шириной до 30–40 см, частично охватывающие ствол. Иногда стволы спирально закручены. В основании деревьев развиваются небольшие множественные досковидные корни высотой 20–30 см, длиной 1–2 м. Кроны плотные, густые, шаровидные по форме, радиусом 6–7 м, сильно затеняющие поверхность почвы. Листья сложные, длиной 20–25 см, состоящие из 4–6 простых овальных темно-зеленых листочков. Смена листьев в кроне происходит постепенно в течение сухого и переходного к влажному сезонам. Цветки мелкие, диаметром 4–6 мм, светло-желтые, собранные в соцветия. Цветение в конце сухого сезона, плодоношение — во влажном сезоне. Плод — овальная костянка диаметром 8–10 (14) см с сочным околоплодником. Плодоносит обильно и хорошо возобновляется семенами. Ввиду неравномерности созревания плодов период плодоношения у одного крупного дерева растянут на 2–3 недели. Семена имеют высокую всхожесть. Обычен подрост и самосев. Во влажном сезоне плоды *X. microcarpum* являются одним из основных кормовых ресурсов для лесных фруктоядных птиц, среди которых главные потребители и, соответственно, распространители семян этой породы — бородастики, бюль-бюли и птицы-носороги.

Пальмы

***Licuala* spp.** — фоновые виды, тяготеющие к заливаемым поймам временных водотоков и понижениям, где часто доминируют в нижнем подъярусе. Иногда встречается на хорошо дренированных почвах. Достигают высоты 4–5 м, диаметра ствола 4–6 см. Стволы часто дугообразно изогнуты, иногда стелются по поверхности почвы. В месте контакта ствола с почвой образуются воздушные корни. Листья веерные, рассеченные, пластинки радиусом 35–50 см с черешком длиной 40–60 см. Цветки в пазушных соцветиях, опыляются насекомыми. Отдельные экземпляры цветут и плодоносят в течение всего влажного сезона. Массовое плодоношение наблюдается в мае-июне. Плоды сочные, ягодообразные, красно-оранжевого цвета, шаровидные по форме, диаметром 10–12 см. Плодоносят, как правило, пальмы, выросшие в условиях избыточного увлажнения и не плодоносят — на плакорах. Хорошо возобновляется семенами, семена разносят птицы. На стволах часто поселяется эпифитный папоротник *Asplenium nidus*. В основаниях черешков задерживаются опадающие листья деревьев, в кроновой части пальм часто поселяются муравьи.

***Pinanga* cf. *quadrijuga* Gagn.** — фоновый вид, встречается на хорошо дренированных и переувлажненных почвах, но не выдерживает длительного затопления. Достигает высоты 8–9 м (единично 11 м), диаметра 6–8 см. Преимущественно встречаются экземпляры высотой 4 м с диаметром ствола 3–5 см. Ствол гладкий. В кроне имеется 3–4 листа длиной до 140 см. Листовая пластинка слабо рассечена, состоит из 3–4 сегментов. Соцветие формируется в основании кроны. Длина соцветия 20–30 см, цветки мелкие, светлые. Плод ягодообразный, гладкий, красновато-розового цвета, веретеновидный по форме, длиной 3–4 см, диаметром 2–2,5 см. Цветет и плодоносит лишь на хорошо освещенных участках (в лесных «окнах»), причем, с небольшими перерывами в течение всего года. Во время влажного сезона на растении происходит непрерывное образование соцветий. Подпологовые растения, как правило, соцветий не формируют. Цветки опыляются насекомыми. Период созревания плодов 30–40 суток. Плодоносит не обильно, многие цветки и завязи опадают. Плоды, опавшие после созревания, прорастают во время влажного сезона на 5–8 день. Сохранность всходов высокая.

***Livistona sabirus* (Lour.) Merr. ex Cheval.** — встречается редко, вид приурочен к заливаемым во влажный сезон депрессиям с мощными глеевыми почвами и торфоподобным верхним горизонтом. Выдерживает длительное переувлажнение. Высота растений 12–14 м, диаметр ствола 30–40 см. Листья веерообразные, радиус листовой пластинки 70–100 см, черешок листа длиной 150–230 см, по краям черешка расположены мощные острые колючки длиной 2,0–3,0 см и диаметром 3–4 мм. Цветет и плодоносит с июня по сентябрь, хорошо возобновляется семенами — в радиусе 2–5 м от стволов крупных растений отмечается самосев и подрост. На стволе обильны эпифиты (*Nephrolepis*) и полуэпифиты (*Morus, Piper, Pothos*). Под кроной па поверхности почвы долго сохраняются черешки опавших листьев.

Лианы

***Smilax corbularia* Kunth. (Smilacaceae)** — фоновый вид во влажных биотопах, обычен в долинах лесных рек, во временно заливаемых атмосферными осадками локальных понижениях.

Достигает высоты 15–20 м, при этом диаметр неодревесневающего стебля не превышает 2 см. Стебель в сечении круглый или четырехграннный, с крупными (длиной до 1 см) одиночными загнутыми колючками. В пазухах листьев формируются усовидные выросты, с помощью которых растение крепится к опоре. В отсутствие опоры удлиняющиеся стебли могут подниматься на высоту до 3 м. Листья очередные, простые, крупные, удлиненно-сердцевидные по форме, кожистые, гладкие, с главной и двумя боковыми жилками, сходящимися у вершины листа. Верхушка листовой пластинки часто оттянута. Длина листовой пластинки 15–25 см, ширина 7–15 см. Молодые листья лианы ярко-коричневого или розовато-коричневого цвета, взрослые — темно-зеленые. Корневая систéма развивается, преимущественно, в верхних почвенных горизонтах. Одна из особенностей растения — наличие многочисленных прикорневых вытянутых клубневидных образований длиной 15–25 см и диаметром 3–5 см. Основная их роль, по-видимому, — запасание влаги и питательных веществ. Кроме того, отделившийся клубень дает начало новому растению. Суммарная высота таких скоплений клубней составляет 20–30 см при диаметр 50–60 см. Клубнями питаются грызуны.

Цветет и плодоносит во время влажного сезона. Цветки зеленовато-белые, диаметром 3–6 мм, собраны в соцветия. Плод — сочная костянка диаметром 12–17 мм. Плодоношение обильное. Плоды активно поедаются птицами и, возможно, другими животными (белками, обезьянами). Хорошо возобновляется семенами. Растение листопадное. Опадение листьев наблюдается в конце влажного сезона. На поверхности клубневидных образований часто поселяются эпифитные папоротники.

***Parthenocissus cuspidifera* Pl. (Vitaceae)** — фоновый вид, предпочитает дренированные почвы, в заливаемых водой понижениях не отмечен. Одна из самых мощных лиан. Достигает высоты деревьев II подъяруса. Диаметр одревесневающего стебля — 12–17 см, нередко встречаются растения с диаметром стебля 20–25 см. Стебли различного диаметра ползут по поверхности почвы (до 10–15 м), формируя при этом придаточные корни и разветвляясь на более тонкие, также стелящиеся первое время, побеги. На поверхности почвы постепенно образуется разветвленная сеть из укоренившихся стеблей лианы. Поднимающиеся вверх тонкие (диаметром 2–3 см) густо опушенные побеги зеленоватого цвета оплетают опору и постепенно (часто переходя с одной опоры на другие) достигают уровня с достаточной освещенностью, где обретают первые листья. Подобные безлистные стебли при практически неизменном диаметре имеют длину 15–20 м. В пазухах молодых листовых пластинок развиваются усы длиной до 20 см. С момента появления листьев лиана закрепляется на опорах только используя усы. Листья крупные, сложные (тройчатые), жесткие, с густым коротким опушением. Поверхность одревесневающих стеблей крупных лиан гладкая с отдельными мелкопоперечно-морщинистыми участками. Кора темно-коричневая, толщиной 2–3 мм, на срезе желтовато-розовая. Свежий срез коры в течение 3 минут темнеет, становится коричнево-красным, на поверхности среза выступают рассеянные мелкие капли клейкого темно-красного сока. Стебли лиан диаметром до 3 см имеют густое короткое желто-коричневое опушение.

Растение частично листопадное — опадает только 40–50% листьев. Время листопада — декабрь. Опавшие листья активно поедаются термитами. Цветет, предположительно, в марте-апреле. Хорошо размножается вегетативно. На стволе лианы поселяются эпифиты (лишайники, папоротники, орхидеи). При повреждении ствола хорошо восстанавливается, формируя сеть тонких побегов, при этом побеги удлиняются на 2–3 см в сутки. В условиях осветления активно наращивает крону. Стелящиеся облиственные побеги лианы осваивают лесные дороги и места рубоки.

***Ancistrocladus cochinchinensis* Gagn. (Ancistrocladaceae)** — фоновый вид, предпочитает дренированные почвы, не встречается (или встречается единично) на почвах, испытывающих длительное переувлажнение в течение года. Обитает в южном Вьетнаме, доходя на север до горного массива Хон Ба (пров. Кхань Хоа). Обычен на лесных опушках и обочинах дорог. Достигает высоты деревьев второго подъяруса, при диаметре ствола 14–16 см. Ствол в сечении округлый. Поверхность стебля, с неглубокими продольными бороздами, кора плотная, серо-зеленая, толщиной 3–5 мм. Старые экземпляры имеют кору черного цвета с зелеными штрихами. Листья простые, плотные кожистые, темно-зеленые, глянцевые, овально-удлиненные по форме, длиной 20–45 см, шириной 5–7 см, с мощной центральной жилкой, сильно выступающей на нижней поверхности листа (подобно килю). Черешок листа короткий (5–7 мм), по краям окрылен. На побеге листья сближены, отходят под углом, близким к 45°. Цветовая гамма молодых листьев от светло-зеленой до розово-красной. От основания главного стебля часто отходят не облиственные, побеги-столоны (диаметром 1–2 см), стелящиеся по поверхности почвы на 10–14 м.

Смена листьев постепенная и наблюдается в течение всего года, пик листопада приходится на декабрь. Листья в опаде, длительное время сохраняют механическую прочность и активно поедаются термитами. Цветет с февраля по май, плодоносит в течение сухого — начале влажного сезонов. Цветки мелкие, невзрачные, диаметром 3–5 мм. Хорошо возобновляется семенами — под пологом леса обилен самосев, который при низкой освещенности (150–300 lx) развивается медленно: в течение нескольких лет его ежегодный прирост в высоту составляет 0,5–1,0 см. В условиях хорошего освещения (дороги, «окна») вертикальный прирост достигает 50–70 см за влажный сезон. Удлиняющийся облиственый стебель лианы сохраняет вертикальное положение до достижения им высоты 2–3 м, после чего дугообразно изгибается и найдя опору в виде стволов или веток деревьев, стелится по ним или обвивает их. При повреждении стебля лианы, формируются быстро растущие придаточные побеги, ориентированные вертикально (облиственные) и горизонтально (необлиственные — по поверхности почвы). На стебле лианы часто поселяются эпифиты и полуэпифиты (*Pothos scandens, Raphidophora hongkongensis*).

Интересная особенность сухих листьев *Ancistrocladus* заключается в том, что они не горят, точнее вспыхивая мгновенно гаснут, — это свойство листьев учитывали при изготовлении кровель хижин во время войны. Постройки лесных партизанских лагерей были покрыты листьями этой лианы.

Bauhinia harmandiana **Pierre in Gagn. (Fabaceae)** — фоновый вид для большинства биотопов диптерокарпового леса и одна из самых мощных лиан в тропических лесах Вьетнама. Достигает высоты второго древесного подъяруса. Активно ветвится в кронах деревьев, развивая крону радиусом 15–25 м. Диаметр стебля у таких экземпляров 12–20 см, единичны растения имеющие стебель диаметром 30–35 см. Лежащие на поверхности почвы стволы старых лиан часто образуют петли диаметром до 2 м. Стебель в сечении имеет форму многоугольника со сглаженными углами. Стебли молодых лиан уплощенные, спирально закрученные. Поверхность стебля поперечно морщинистая. Кора мягкая, темно-коричневая с тонким порошкообразным пробковым налетом, на срезе — красновато-розовая. Толщина коры старых лиан 1,5–2 см. Листья простые, округлые, вырезанные на верхушке, диаметром 6–8 см, плотные, темнозеленые. Черешок листа длиной 3–5 см, тонкий. Цветки от белых до кремовых, диаметром до 40 мм, в верхушечных соцветиях. Плод — боб длиной 20–25 см, шириной 3–3,5 см с 8–10 плоскими округлыми семенами диаметром 17–20 мм и толщиной 2–3 мм.

На стеблях лианы часто поселяются эпифиты, среди которых обычны очень крупные экземпляры папоротника *Asplenium nidus* с вайями длиной 90–100 см. Смена листьев частичная. Пик листопада приходится на ноябрь-декабрь. Во время сухого сезона опавшие листья активно поедают термиты, однако с началом дождей быстро теряющие прочность тканей листья лишаются привлекательности для них. Цветет в ноябре-декабре, цветение обильное. Цветки посещают пчелы и дневные чешуекрылые. Плодоносит в январе-марте, обильно. Созревшие бобы раскрываются резким движением по шву, створки при этом мгновенно спирально закручиваются и в результате этого семена разлетаются в разные стороны на расстояние 10–15 м (в зависимости от высоты расположения бобов). Семена темно-коричневые, глянцевые, диаметром 14–16 мм, плоские — толщиной 1–1,2 мм; сохраняют всхожесть с января по июнь. По-видимому часть семян поедается птицами (фазанами) и лесными грызунами. Первые проростки появляются в начале влажного сезона после первых продолжительных осадков. Створки бобов поедают термиты. Лиана успешно возобновляется семенами, при этом проростки хорошо себя чувствуют в условиях прямого солнечного освещения (лесные «окна», обочины дорог).

Congea tomentosa **Roxb. (Verbenaceae)** — предпочитает дренированные почвы. Это одна из наиболее крупных лиан — может достигать высоты деревьев II подъяруса, и при этом имеет стебель диаметром 18–24 см. Преимущественно же встречаются растения с диаметром стебля 6–8 см. Поверхность ствола неровная, бугристая, с продольными трещинами и рядами чечевичек. Кора тонкая (1–2 мм), мягкая, светло-серого цвета, на свежем срезе — желтовато-белая, быстро темнеющая до желто-бурой. С возрастом на стволах образуются углубления и пустоты, в которых поселяются пауки и мелкие муравьи. Листья супротивные, простые, относительно крупные (14–16 × 6–7 см), овальные по форме, мягкие, с коротким густым опушением. Побеги также опушены. Цветки мелкие, темно-розового цвета, собраны в терминальные соцветия длиной 30–50 см, густо опушенные прицветники придают соцветию серебристый оттенок. Цветение обильное, наблюдается с декабря по апрель, единичные цветущие экземпляры отмечаются и в мае. Плодоносит в течение сухого и влажного сезонов (на

протяжении 4–5 месяцев). Плод — коробочка с мелкими (1 мм) семенами.

Лиана частично листопадная. Листья опадают в декабре-январе. На стволах обычны эпифиты. Самосев не отмечен. Лиана хорошо размножается вегетативно — стебли лианы, лежащие на поверхности почвы легко укореняются и дают боковые побеги, которые могут вертикально подниматься на высоту до 3 м, и при наличии опору обвивают ее. На таких побегах формируются крупные листья, удаленные друг от друга на 40–60 см.

Gnetum latifolium **Bl. (Gnetaceae)** — крупная (одна из самых крупных) фоновая лиана, встречающаяся только на дренированных почвах. Выносит крону на высоту II древесного подъяруса, при диаметре стебля 16–20 см. Единично встречаются экземпляры диаметром до 30–35 см. Поверхность стебля мелко-продольно-трещиноватая. Кора мягкая, толщиной 5–7 мм (у крупных лиан до 20 мм), темно-коричневая, у старых экземпляров — светло-коричневая с черными точками. Листья парно-перисто-сложные, состоят из 4–6 пар листочков овальной формы размером 6–8 × 3–4 см. Листочки темно-зеленые, кожистые, глянцевые, ломкие.

На стеблях молодых лиан хорошо видны локальные утолщения или наплывы, удаленные друг от друга на 50–90 см. На таких утолщениях стебля формируются стробилы. С увеличением диаметра стебля свыше 10–12 см его поверхность выравнивается. Растение каулифлорное. У лиан диаметром 20 см и более, стробилы (и соответственно семена) формируются на участках стеблей на уровне крон деревьев верхних подъярусов. Сроки цветения и плодоношения растянуты. Пик цветения наблюдается в феврале-марте, плодоношения — в мае-июне. Цветущие и плодоносящие экземпляры единично встречаются в течение всего года. Семена длиной 20–25 мм, диаметром 8–10 мм имеют овально заостренную форму, зрелые — оранжево-красные. Лиана частично листопадна. Пик листопада приходится на декабрь-январь. Семенами питаются крупные птицы. Хорошо возобновляется семенами, однако самосев не выдерживает прямого солнечного освещения, поэтому возобновление возможно под защитой крон деревьев. При повреждении ствола лиана развивает придаточные побеги.

Ventilago **cf. *calyculata*** **Tul. (Rhamnaceae)** — фоновый вид, обитает как на дренированных, так и переувлажненных почвах. Средняя по мощности лиана, достигает уровня деревьев второго подъяруса при диаметре стебля 5–7 см. Единично встречаются экземпляры со стеблями диаметром 10 см. Лиана активно ветвится в кронах. Ствол в сечении круглый, поверхность его гладкая с неглубокими продольными трещинами. Кора плотная, толщиной 2–3 мм, серовато-коричневого цвета, продольные трещины более светлые. Свежий срез коры розовато-белого цвета, по истечение нескольких минут меняется до желто-коричневого. Листья простые, по форме треугольные, длиной 8–12 см, шириной 4–6 см, мягкие, темно-зеленые. Молодые листья имеют красноватый оттенок. Во время влажного сезона в базальной части стволов часто образуются светло-коричневые воздушные корни длиной 30–50 см. Цветки желтовато-белые, диаметром 4–6 мм, в верхушечных соцветиях. Плод — орех с одним крыловидным выростом. В опаде плоды повреждаются грызунами и, возможно, фазанами. Возобновляется семенами.

Calamus **cf. *viminalis*** **Willd. (Arecaceae)** — фоновая лиана, стебель не ветвится. Выносит крону до высоты II древесного подъяруса, чаще на высоту крон деревьев III и IV подъярусов. Крона представлена 4–7-ю перисто-рассеченными листьями длиной 1,5–2,5 м. Длина стебля составляет 50–80 м (при диаметре 3–4 см). Первое время стебель растет строго вертикально, затем отклоняется от этого направления вплоть до горизонтального. Может стелиться по поверхности почвы. В пазухах листьев образуются тонкие, гибкие, усеянные мелкими загнутыми колючками, усы-растяжки, которые удерживают лиану в кронах деревьев. Облиственная часть стебля покрыта острыми и уплощенными колючками длиной 20–50 мм, ниже колючки опадают и стебель имеет гладкую поверхность. Плоды ягодообразные, овальные или почти круглые длиной 10–15 см, зеленого с сероватым оттенком цвета.

Цветет и плодоносит с мая по октябрь. Плодоношение обильное, плоды разносятся птицами. Растение хорошо возобновляется семенами. Встречается на дренированных почвах и почвах заливаемых депрессий, обычно по берегам и в долинах лесных рек, где может создавать непроходимые заросли. Выдерживает как значительное затенение, так и (в течение нескольких часов в сутки) прямое солнечное освещение.

ГЛАВА 8. НАРУШЕННЫЕ УЧАСТКИ ПЕРВИЧНОГО ДИПТЕРОКАРПОВОГО ЛЕСА И ОСОБЕННОСТИ ЛЕСОВОССТАНОВЛЕНИЯ

8.1. Образование лесных «окон»

Ежегодно в равнинном диптерокарповом лесу происходит ветровал, а также обламывание стволов и обрушивание крон крупных деревьев. Подобные явления наблюдаются обычно во время влажного сезона, — чаще всего в мае-начале июня. В этот период нередки многочасовые перемежающейся интенсивности осадки, сопровождаемые шквальными порывами ветра. Различные нарушения в лесном пологе могут вызываться и осенними (преимущественно ноябрьскими) тайфунами, эпизодически отмечаемыми в этой части Вьетнама. Основное воздействие воздушных масс приходится на кроны деревьев верхних (I–II) подъярусов, в то время как в нижних подъярусах древостоя с высоты 12 м и ниже может наблюдаться лишь едва заметное, подчас не фиксируемое чашечными анемометрами, движение воздуха. По этой причине в наибольшей степени ветровалу подвержены древесные породы, кроны которых подняты на высоту 30 м и более. Деревья нижних подъярусов падают под воздействием ветра крайне редко. Только после принудительного снятия (рубка) защитного экрана из крон деревьев первой величины, а также в результате нарушения целостности древостоя, древесные породы нижних подъярусов также становятся предрасположены к вывалу. Это связано с формированием деревьями корневой системы преимущественно поверхностного типа. При этом, наличие досковидных корней, хорошо развитых у многих древесных пород, не является залогом их устойчивости и не препятствует вывалу деревьев (одно из привычных литературных названий досковидных корней — контрфорсы — действующие против силы). Мы не исключаем определенной роли досковидных корней в стабилизации вертикального положения деревьев при сильных ветрах (как говорилось выше, досковидные корни чаще формируются у деревьев растущих в ветровой тени), но при этом и не склонны преувеличивать эту роль, так как нам приходилось неоднократно находить вывалившиеся деревья, имеющие крупные досковидные корни. Для противостояния сильным ветрам деревьям «служат» мощные и невысокие стволы, толстые относительно короткие скелетные ветки, компактные кроны и узкие листья. Примеры таких деревьев многочисленны среди представителей сем. Fagaceae, Lauraceae, Theaceae, Magnoliaceae, Elaeocarpaceae, Podocarpaceae, Rhodoleiaceae (и некоторых других), растущих на открытых хребтах в горных массивах Вьетнама и подверженных в течение апреля-августа мощному воздействию воздушных масс приходящих из Лаоса («лаосский ветер») (Кузнецов, 2000). Значительную устойчивость придает деревьям хорошо развитая корневая платформа.

Наряду с ветровалом деревьев нередко отмечается такое явление, как излом ствола в средней его части или непосредственно под кроной. Причины нарушения целостности дерева, сопровождаемого отчуждением той или иной его части, связаны с большой парусностью кроны и нарушением механической прочности тканей ствола или его отдельных участков, вызванной, в частности, поселением на стволе дерева трутовых грибов и строительством птицами гнездовых камер.

Плодовые тела дереворазрушающих грибов приурочены, как правило, к базальной части стволов деревьев, деструктивная гниль, вызываемая мицелием этих грибов, распространяется на 3–5 м вверх и вниз по стволу, захватывая мощные скелетные корни.

Дупла, построенные крупными птицами (дятлами, бородастиками, птицами-носорогами), расположены в средней и верхней частях ствола дерева. Внутренний диаметр гнездовой камеры составляет 15–20 см при общем диаметре ствола здесь 40–50 см. Для строительства гнездовых камер птицы выбирают только крупные деревья с ветками необходимой толщины и прочности, это позволяет птицам маневрировать в кроне (Корзун, Трунов и др., 1997). На одном участке ствола со временем может появиться несколько гнездовых камер. Механизм выбора и строительства дупла на примере бородастиков (примитивных дятлов) обстоятельно рассмотрен В.Л.Труновым (1997) и заинтересованный читатель может обратиться к этой публикации. Для нас важен факт образования полостей в стволе дерева и формирование здесь зон механического ослабления. Дупла закладываются чаще всего под кроной дерева или над первыми скелетными ветвями.

Недостаточная прочность тканей ствола дерева, по нашему мнению, может быть сопряжена со скоростью вертикального прироста дерева, особенно на ранних этапах развития. Значительные ежегодные приросты в высоту характерны как для некоторых видов деревьев второго подъяруса, так

и для большинства видов деревьев третьего подъяруса, среди которых многие виды формируют досковидные корни. Стволы деревьев ломаются преимущественно в месте перехода досковидных корней в ствол или в средней части ствола.

Обламывание скелетных веток первого порядка наблюдается во время влажного сезона. Причиной является поселение и развитие на них растений-эпифитов, в частности мощных корзиночных папоротников *Platycerium grande*. В древесине нижних, наиболее старых и толстых веток, поселяются насекомые-ксилофаги — златки, усачи и короеды (собранный нами материал передан на определение и хранение в отдел энтомологии Зоологического музея МГУ).

Необходимо отметить, что у некоторых пород деревьев, преимущественно из семейств Lauraceae, Moraceae, Lythraceae, Rubiaceae, внутри стволов в базальной их части нередко образуются полости. Объем таких полостей значителен: так при диаметре ствола 80 см, диаметр полости может достигать 40–50 см, протяженности по стволу 3–7 м и более. В пустотах ствола дерева поселяются различные животные: членистоногие (пчелы, осы, кобылки, сверчки, муравьи, скорпионы), млекопитающие (рукокрылые, медведи, панголины), птицы. Стволы таких деревьев со временем обламываются.

Вывал под действием ветра, по нашим наблюдениям, свойственен, следующим древесным породам: *Buchanania lucida, Mangifera cochinchinensis* (Anacardiaceae), *Dipterocarpus dyeri, D. turbinatus, Shorea cochinchinensis* (Dipterocarpaceae), *Irvingia malayana* (Irvingiaceae), *Lagerstroemia* sp. (Lythraceae), *Machilus odoratissima* (Lauraceae), *Parkia dongnaiense* (Fabaceae), *Pterospermum grandiflorum* (Sterculiaceae), *Xerospermum microcarpum* (Sapindaceae). При этом *Buchanania, Irvingia* и *Parkia* развивают мощные досковидные корни.

Обламывание стволов отмечается: в комлевой части (в результате поселения дереворазрушающего гриба *Ganoderma* sp. и развития стволовой и корневой гнили) у *Dipterocarpus dyeri*, над досковидными корнями и в средней части ствола — у *Buchanania lucida* (Anacardiaceae), *Metadina trichotoma* (Rubiaceae), *Tarrietia javanica* (Sterculiaceae), *Tetrameles nudiflora* (Datiscaceae); по причине образования пустот в стволе — у *Lagerstroemia duperreana* (Lythraceae) и видов рода *Ficus* (Moraceae).

Скелетные ветки первого порядка часто обрушиваются у *Dipterocarpus dyeri, Elaeocarpus darlacensis, Irvingia malayana, Ficus* spp. (полуэпифиты) и *Shorea cochinchinensis*.

Наибольшие разрушения в лесном пологе возникают после падения крупных экземпляров *Dipterocarpus dyeri*. Приблизительный объем ствола у таких деревьев 30 м^3, диаметр кроны 20–26 м, диаметр оснований 4–5-ти главных скелетных ветвей 40–60 см. По нашим предварительным оценкам, вес такого экземпляра 35–40 т, при этом вес кроны составляет 5–7 т. Доминирующее положение в пологе, разреженность верхнего подъяруса, внушительный вес и размер кроны приводят у развитию значительной скорости при падении дерева и делают невозможными его зависание в кронах соседних деревьев или ощутимое гашение скорости в процессе падения. В первые мгновения, когда дерево только начинает отклоняться от своего вертикального положения мощные лианы еще способны ненадолго удерживать его, затем стебли лиан разрываются, и дерево, круша лесной полог, с грохотом опускается на поверхность почвы. Звук от падения крупных деревьев слышен на удалении 2–3 км. Ударяясь о земную поверхность, ствол дерева не пружинит и намертво впрессовывается в почву.

Деревья, кроны и стволы которых в той или иной степени расположены на траектории падения, страдают от этого в разной степени. Падающее дерево выворачивает с корнями другие деревья, ломает и обдирает стволы, обламывает ветви в кронах, разрывает стебли лиан, вырывает из почвы деревья, стволы которых оплетены мощными лианами, придавливает к почве лианы и деревья. Крона упавшего дерева от собственного веса и силы удара о землю разрушается и уплощается. Обломки скелетных веток разлетаются в стороны, калеча и ломая деревья, окружающие место падения. Огромное количество листьев и веток оказывается на поверхности почвы. Мощные скелетные ветки, ориентированные при падении перпендикулярно поверхности почвы, частично обламываясь от удара, заглубляются в почву на 0,7–1,0 м. Комлевая часть ствола, за счет мощных скелетных корней, оказывается приподнятой над почвой на высоту до 150 см. Диаметр корневого кома упавшего дерева в большинстве подобных случаев находится в пределах 3–4 м, а объем почвы, сохранившейся на корнях, не превышает 1 м^3. Участок леса, погребенный под кроной и стволом упавшего дерева, по нашим оценкам, может иметь площадь до 500 м^2. При этом страдают — лишившись части кроны или всей кроны, получив повреждения стволов и корней (особенно досковидных) — 50–70 экземпляров 15–20-ти видов деревьев и лиан, включая собственный подрост и самосев.

Деревья из второго подъяруса при их падении в отдельных случаях зависают, опираясь на кроны и стволы соседних деревьев. Древесные породы третьего подъяруса редко подвержены ветровалу, в большей степени они страдают при падении деревьев из верхних подъярусов. В случае их естественной гибели деревья при падении часто зависают, опираясь на соседей, а также удерживаются стеблями лиан.

8.2. Динамика зарастания лесных «окон»

В результате падения крупного дерева в структуре лесного сообщества происходят значительные изменения. Из древостоя выпадает часть составляющих его элементов, в лесном пологе возникает просвет или «окно» диаметром 20–25 м. Образование такого «окна» сопровождается резким изменением микроклимата в нем. Прямые солнечные лучи достигают поверхности почвы и это приводит к повышению температуры приземных слоев воздуха и верхних горизонтов почвы. Поверхность коры стволов деревьев в результате увеличения инсоляции нагревается до 45°С против 28°–32°С в лесу. В кронах деревьев появляются отмирающие скелетные ветви с вялыми, засыхающими листьями. Повышение осветленности почвы приводит к активному развитию трав и некоторых видов деревьев из самого нижнего подъяруса.

Большинство пород деревьев из IV и V подъярусов способно даже при значительном повреждении стволов, вплоть до излома их в основании, образовывать придаточные побеги. В эксперименте мы намеренно расчистили площадку 5 на 5 м срезая тонкие деревья нижнего подъяруса у корневой шейки, так чтобы на поверхности не было видно пеньков. Через два года — по прошествии двух влажных сезонов — все поврежденные деревья восстановились за счет пневой поросли. Этой способностью обладает значительное количество деревьев диптерокарпового леса. У некоторых пород, в частности у видов рода *Dipterocarpus*, такая способность утрачивается при достижении деревом диаметра ствола 20–25 см. Крупные деревья с досковидными корнями, из числа отмеченных нами видов, также дают пневую поросль. Порослевые побеги на поврежденных стволах прирастают со скоростью 30–60 см за период активной вегетации с июня по сентябрь.

Согнутые и в разной степени придавленные к почве деревья не погибают и продолжают расти, развивая лидирующую ветвь, замещающую впоследствии ствол. На стволах многих деревьев, прижатых к поверхности почвы, в основании скелетных ветвей во время влажного сезона образуются воздушные корни, такие ветви могут укорениться. Стебли лиан, соприкасающиеся с почвой и не утратившие связи с собственными корнями, также укореняются. Привнос — пассивный и активный — плодов и семян с деревьев и лиан, окружающих образовавшееся «окно», способствует появлению значительного количества проростков, при этом важно отметить, что *Dipterocarpus dyeri* не возобновляется в лесных «окнах». Состояние самосева и подроста диптерокарпов здесь резко ухудшается, на листьях подроста появляются пятна от солнечных ожогов, проростки погибают.

Ветром и животными возможен занос в лесное «окно» семян некоторых представителей пионерной растительности. Это, в основном, *Eupatorium odoratum* L.f. (Asteraceae), *Macaranga trichocarpa* Muell.-Arg., *Mallotus albus* Muel. (Euphorbiaceae), *Trema cannabina* Lour., *T. velutina* Bl. (Ulmaceae). Появлению видов из рода *Trema* способствуют птицы, *Eupatorium odoratum* — ветер, *Macaranga trichocarpa* — муравьи, дождевые потоки и, возможно, птицы. В лесных «окнах» эти растения встречаются единично или небольшими группами и через 2–4 года вытесняются, успев за это время отплодоносить. Так, *Trema* за один влажный сезон вырастает до 1–1,5 м и может начать плодоносить уже в 3–4-х месячном возрасте. Вытеснение пионерных растений происходит в результате их затенения при восстановлении крон деревьев окружающих «окно».

Таким образом, процесс зарастания лесных «окон», возникших естественным путем, идет за счет реализации адаптационных возможностей растений именно данного лесного сообщества. Участие в этом процессе пионерных растений с открытых территорий незначительное.

По истечении 3–4 лет над местом падения дерева возвышаются восстановившиеся, за счет порослевых побегов, кроны некогда поврежденных деревьев.

Иначе происходит зарастание лесных прогалин при участии крупных бамбуков — Gen. sp. (Bambusoideae). Одиночные стебли бамбуков высотой до 3–4 м и диаметром 4–6 см являются обычными под пологом диптерокарповых лесов на высотных отметках 300–350 м над уровнем моря. С появлением лесного «окна» бамбук активизирует развитие побегов из почек, расположенных на протяженных подземных корневищах, и уже через 2–3 года образуется мощная куртина. Такая куртина или группа куртин будут существовать несколько лет, препятствуя появлению самосева древесных пород. Постепенно, с

восстановлением крон у поврежденных деревьев и все возрастающим затенением поверхности почвы в лесном «окне», количество стеблей сокращается, пока не останутся лишь отдельные стебли бамбука, — в ожидании очередного благоприятного момента.

По нашим наблюдениям при повреждениях всегда восстанавливают или заново формируют крону следующие древесные породы: *Adina globiflora, Paracleisthus siamensis* (Rubiaceae), *Baccaurea sapida* (Euphorbiaceae), *Barringtonia cochinchinensis* (Lecythidaceae), *Elaeocarpus darlacensis* (Elaeocarpaceae), *Gonocaryum subrosrtatum* (Icacinaceae), *Grewia asiatica* (Tiliaceae), *Knema linifolia* (Myristicaceae), *Syzygium longiflora* (Myrtaceae), *Vitex annamansis* (Verbenaceae). Будучи сломанными даже у корневой шейки, образуют порослевые побеги следующие породы: *Antidesma* sp., *Breynia* sp. (Euphorbiaceae), *Ardisia crispa, Ardisia* sp. (Myrsinaceae), *Carallia suffruticosa* (Rhizophoraceae), *Euodia lepta* (Rutaceae), *Hedyotis capitellata, Ixora coccinea, Lasianthus cyanocarpus, Psychotria adenophylla, Randia* sp. (Rubiaceae), *Memecylon floribundum* (Melastomataceae), *Rinorea anguifera* (Violaceae). Из лесных трав положительно реагируют на осветление представители следующих родов *Aglaonema, Alpinia, Amomum, Calathea, Curculigo, Curcuma, Dianella, Hedyotis, Globba, Leea, Ophiorrhiza, Paspalum, Peliosanthes, Phyllanthus, Zingiber*, т.е. большинство. Лианы, дающие порослевые побеги от поврежденного стебля и продолжающие расти на упавшем дереве — *Ancistrocladus cochinchinensis* (Ancistrocladaceae), *Bauhinia harmandiana* (Fabaceae), *Combretum pilosum* (Combretaceae), *Congea vestita* (Verbenaceae), *Desmos* sp. (Annonaceae), *Parthenocissus cuspidifera* (Vitaceae), *Rourea mimosoides* (Connaraceae), *Strychnos laurina* (Loganiaceae) и некоторые другие.

В лесные окна привносятся с опушек и дорог следующие травы: *Clerodendrum paniculatum* L. (Verbenaceae), *Eupatorium odoratum* (Asteraceae) (Прилепский, 1997).

8.3. Утилизация древесины

Стволы упавших деревьев являются субстратом для поселения и питания различных живых организмов. Процесс утилизации древесины деревьев значительно растянут во времени и протекает, по нашим наблюдениям, по определенной схеме.

Первыми осваивают свежие ветровальные деревья жуки-ксилофаги и термиты. Необходимо отметить, что сразу после падения дерева наблюдаются пробные попытки поселения ксилофагов. Однако, появление входных отверстий и буровой муки на поверхности ствола отмечается по истечении нескольких месяцев — обязательно включая сухой сезон. Массовый лет жуков-ксилофагов (настоящие короеды, лубоеды, усачи и златки) приходится на середину мая. В этот период под корой упавших деревьев появляются кладки яиц насекомых. Для поселения ксилофаги предпочитают участки стволов деревьев, хорошо освещенные солнцем. Короеды в процессе внедрения в ткани дерева привносят в древесину споры грибов, разрушающих целлюлозу (Воронцов, 1967).

Некрупные деревья с диаметром ствола 20–30 см часто гибнут под прессом лиан. По мере утолщения стебля лианы дерево ослабевает и погибает, оставаясь в «объятиях» лианы в вертикальном положении подчас на длительное время. Древесину погибших деревьев заселяют разные виды термитов, на стволе появляются плодовые тела сапротрофных грибов. Через несколько лет их совместной деятельности древесина окажется фактически съеденной, нижняя часть ствола, развалившись на отдельные фрагменты, рухнет на поверхность почвы, верхняя на некоторое время зависнет в петле лианы, как напоминание о печальной судьбе дерева.

В результате естественного старения, сопровождаемого ослаблением дерева и развитием деструктивных гнилей, ломаются или вываливаются крупные деревья.

Термиты активно заселяют древесину стволов деревьев, погибших или вывалившихся в результате ветрового воздействия. Привлекательность древесины для термитов определяется, по нашему мнению, химизмом и механической прочностью древесины, а также наличием и скоростью развития в стволе дерева грибного мицелия. Так, термиты не заселяют стволы многих пород деревьев (к примеру *Cinnamomum* spp. из сем. Lauraceae). Древесина некоторых видов из сем. Fabaceae, высыхая, приобретает чрезвычайную прочность и становится недоступной термитам. Они охотно заселяют стволы деревьев из сем. Dipterocarpaceae, Fagaceae, Euphorbiaceae, Moraceae, Anacardiaceae, Rubiaceae и др.

Стволы упавших крупных деревьев оказываются плотно прижатыми и даже вдавленными в почву. Скелетные ветви дерева, ломаясь, заглубляются в почвенные слои. Такие деревья являются излюбленными объектами для заселения их термитами. Как было уже сказано, насекомым важен контакт объекта с почвой и его затенение. Близость почвы предполагает повышенную влажность субстрата т.е. древесины. В то время как

верхняя часть ствола то увлажняется дождями, то подсыхает под лучами солнца, нижняя, соприкасающаяся с почвой, в меньшей степени подвержена таким колебаниям. Очевидно, что дерево, имевшее высоту 45–50 м и ствол диаметром в основании 200 см и 120–140 см в его средней части, представляет для животных, специализирующихся по утилизации древесины, серьезную проблему. Процесс утилизации древесины крупных деревьев начинается медленно и почти незаметно. На протяжении трех лет будто бы ничего и не происходит. Постепенно в лесном «окне» начинают восстанавливаться поврежденные деревья и лианы. Первые развивают поросль и формируют кроны, вторые дают придаточные корни и активно развивают новые побеги и стебли. Ствол упавшего дерева постепенно затеняется. Влажность в приземном слое также увеличивается. На поверхности ствола появляются плодовые тела трутовых грибов (преимущественно из рода *Ganoderma*).

Термиты начинают заселять ствол дерева через непродолжительное время после его падения. Они осваивают, в основном, пограничную между корой и древесиной зону, при этом первыми заселяются участки ствола и ветвей, лежащие на почве, поскольку к ним безопасно подвести подземный ход от термитника. Высокая плотность поселения термитов на единицу лесной площади (или, косвенно — обилие термитников) определяет почти непременное заселение ими упавшего ствола дерева. Питаясь древесиной, термиты заполняют возникающие в стволе пустоты почвой, увлажненной их слюной. Это способствует поддержанию более высокой влажности в этой части ствола и, возможно, такой экран из почвы препятствует развитию и распространению мицелия дереворазрушающих грибов. Участки ствола с грибной гнилью не заселяются термитами. Чем больше термиты изымают древесины, тем больше они вносят в ствол почвы. Так например, через 3–4 года, скелетная ветвь диаметром 22 см оказывается лишенной древесины, но заполненной почвой, при этом ее продолжает покрывать кора. В более тонких ветках такой процесс проходит за 2–3 года. Для замены древесины на почву термиты используют имеющийся в непосредственной близости от ствола почвенный материал, в основном из гумусового слоя, иногда с привнесением почвы из глинистых линз и переходных с ними слоев — так в стволе дерева возникает мозаика из темно-серой и желтой почв. Наличие почвы в стволе дерева влечет за собой появление здесь дождевых червей, многоножек и других почвенных животных, а также корней растений.

Изначально термиты осваивают поверхностные слои древесины, потом постепенно заглубляются внутрь ствола. Корни соседних растений постепенно осваивают нижнюю, часть ствола, внедряясь в него по земляным лепкам термитов. По нашим наблюдениям, за 4 года термиты освоили нижнюю часть ствола дерева на глубину 8–10 см, по истечении 8 лет добрались уже до его центральной части. Одновременно на поверхности ствола дерева накапливается листовой опад, привносятся и прорастают семена деревьев, трав и лиан, появляются плодовые тела грибов, летные отверстия и буровая мука жуков-ксилофагов. Таким образом, древесина дерева утилизируется одновременно с нижней и с верхней частей. На определенном этапе, когда термиты приближаются к зоне распространения грибного мицелия, они прекращают фуражировочный процесс и покидают дерево. При этом термиты оставляют ствол на четверть или треть заполненным почвой.

Для сравнения покажем, что в предгорных и горных лесах процесс утилизации проходит не только в соответствии с выше приведенной схемой, но и имеет некоторые отличия. Существуют специализированные группы термитов, которые заселяют древесину не мертвых, но сильно ослабленных деревьев, в этом они несколько схожи с ксилофагами бореальных (хвойных) лесов. Термиты в стволе дерева размещают Царицу. Их устраивает любое положение дерева, от вертикального до горизонтального, важна лишь пригодность древесины для поселения. Для этого бывает достаточно даже небольшого участка ствола. По мере ослабления дерева они расширяют зону экспансии. Выедая древесину, оставляют за собой полые ходы. Почву такие термиты не натаскивают, возникающие полости занимают сверчки, кобылки, пауки, сколопендры, муравьи, земноводные и пресмыкающиеся.

Небольшое видовое разнообразие в диптерокарповом лесу дереворазрушающих грибов определяется, по-видимому, высокими температурами воздуха. Обилие же видов деревьев затрудняет специализацию насекомых-ксилофагов. Вероятно поэтому основная роль в утилизации древесины в лесах южного Вьетнама принадлежит термитам. На полную утилизацию древесины упавших деревьев верхних подъярусов, к примеру таких, как *Buchanania lucida, Mangifera cochinchinensis* (Anacardiaceae), *Dipterocarpus dyeri, D. turbinatus, Shorea cochinchinensis* (*Dipterocarpaceae*), *Irvingia malayana* (Irvingiaceae) по нашим оценкам, затрачивается 8–12 лет, после чего заполненный почвой ствол дерева постепенно со-

льется с поверхностью почвы и только продольное расположение корней соседних деревьев (корневая дорожка) и небольшой протяженный холмик из почвы будут напоминать об умершем здесь гиганте.

8.4. Хозяйственная деятельность

В равнинных диптерокарповых лесах хозяйственная деятельность включает добычу древесины путем выборочных приисковых рубок наиболее крупных экземпляров *Anisoptera robusta, Dipterocarpus dyeri, D. turbinatus, Shorea cochinchinensis* (Dipterocarpaceae), *Sindora cochinchinensis* (Fabaceae), *Tarrietia javanica* (Sterculiaceae), заготовку смолы диптерокарпов (*D. dyeri, D. turbinatus*), листьев пальмы (*Licuala* cf. *paludosa*), гибких стеблей лазящих (ротанговых) пальм (виды рода *Calamus* и *Korthalsia*).

Крупные экземпляры *D. dyeri* являются главным объектом приисковых рубок, при этом слабая всхолмленность территории и особенности почвогрунтов (плотность, дренаж) создают благоприятные условия для прокладки лесовозных дорог. Рубки наносят значительный ущерб равнинным лесам — выбираются и изымаются деревья, создающие основной запас первичной продукции и затрудняется возобновление эдификаторной породы.

Смола деревьев из рода *Dipterocarpus* является основой непромышленных составов (пропиток, лаков, мастик), используемых для придания водоотталкивающих качеств древесине и плетеным бамбуковым изделиям. От одного дерева получают до 3–5 кг смолы, деревья эксплуатируются в течение 15–20 лет. Подсочка ведется способом нанесения глубоких ожоговых ран, после чего в поврежденных местах ствола происходит активное смоловыделение. В выдолбленных для более удобного сбора смолы углублениях накапливается дождевая вода, это приводит к развитию деструктивных гнилей. Отрезки стволов с центральной гнилью обычно оставляют в лесу на месте рубки дерева или на обочине дороги.

Листья веерной пальмы *Licuala* cf. *paludosa*., произрастающей, в основном, в долинах лесных рек, заготавливаются в значительных количествах и используются местным населением в качестве кровельного материала (срок службы 2–3 года), а также (и, возможно, это главное предназначение листьев) для производства традиционных вьетнамских конических шляп — нон.

Стебли ротанговых пальм-лиан *Calamus* spp. и *Korthalsia laciniosa* имеют важное промышленное значение и заготавливаются для производства легкой и прочной мебели (предмет экспорта).

8.5. Зарастание антропогенных нарушений

Зарастание таких антропогенных нарушений и образований, как лесные дороги, зависит, в основном, от степени освещенности их полотна и сохранности гумусового горизонта. В случаях прокладки полотна дороги (шириной до 3–4 м) с возможно максимальным сохранением деревьев, зарастание идет по схеме восстановления растительности в лесных «окнах», а именно — с участием преимущественно лесных растений.

При затенении поверхности дороги кронами деревьев пионерная растительность на таких участках не развивается. Если участок дороги в течение нескольких часов освещен солнцем, на нем появляются растения-пионеры: *Anthocephalus chinensis* (Lamk.) Rich. ex Walp., *Mussaenda hoaensis* Pierre ex Pit. (Rubiaceae), *Callicarpa albida* Bl. (Verbenaceae), *Eupatorium odoratum* (Asteraceae), *Lindernia cordifolia* Spreng. (Scrophulariaceae), *Macaranga trichocarpa* (Euphorbiaceae), *Melastoma osbeckioides* Guill., *Osbeckia chinensis* L. (Melastomataceae), *Mimosa pudica* L. (Fabaceae), *Phyllanthus nirurii* L. (Euphorbiaceae) и представители сем. Poaceae и Cyperaceae.

Магистральные дороги, при прокладке которых вырубаются деревья и расчищаются обочины, зарастают по иной схеме. Эти дороги используются для вывоза древесины и эксплуатируются в течение нескольких лет. Гумусовый горизонт здесь полностью разрушается, на поверхность выходит латеритный горизонт, полотно дороги эродирует. Температура верхних слоев латерита достигает в полуденные часы 50–60°С. Обочины дорог зарастают, преимущественно, *Eupatorium odoratum* (Asteraceae). Из деревьев здесь обычны *Colona auriculata* Craib, *Grewia bulot* Gagn. (Tiliaceae), *Macaranga trichocarpa, Mallotus albus* (Euphorbiaceae), *Morinda tomentosa* Roxb.(Rubiaceae), *Sapium discolor* Muell.-Arg. (Euphorbiaceae), *Trema velutina, T. cannabina* (Ulmaceae). Кроме того, на обочинах сохраняются и продолжают расти многие лесные виды деревьев и трав. Среди лесных трав обильно цветут и плодоносят *Callicarpa albida, Clerodendrum paniculatum* (Verbenaceae), *Curculigo annamitica* Gagn. (Hypoxidaceae), *Osbeckia chinensis* (Melastomataceae), *Strobilanthes pentstemoides* (Acanthaceae).

Первые признаки зарастания полотна дороги проявляются по прошествии двух влажных сезонов с момента прекращения ее эксплуатации.

В результате заноса семян, обычно первыми на поверхности латеритов поселяются лианы из сем. Apocynaceae и Asclepiadaceae. Наиболее часто встречается лиана *Streptocaulon kleinii* W. et A. (Asclepiadaceae). С деревьев, сохранившихся по обочинам, на полотно дороги опускаются стебли других лесных лиан, таких как *Ampelopsis cantoniensis*(Vitaceae), *Bauhinia harmandiana* (Fabaceae), *Tetracera loureiri* (Dilleniaceae), *Parthenocissus cuspidifera* (Vitaceae). Также с обочин полотно дороги начинают заселять злаки, в их числе *Panicum austroasiaticum* Ohw. и *Paspalum conjugatum* Berg. Как тропы, лесные дороги используют разные животные. Неоднократно на дорогах были отмечены экскременты животных (слонов, виввер, копытных), в которых имелись семена *Gnetum latifolium, Knema* sp., *Strychnos* sp. и др. При этом появление самосева лесных деревьев непосредственно на полотне дорог нами не отмечено.

8.6. Восстановление лесов после антропогенного воздействия

Этот подраздел самый неоднозначный в представлении, ибо имеет значительный вероятностный налет. В названии мы сначала намеревались указать, что речь будет идти о некоторых вопросах или некоторых путях восстановления леса (возможностях восстановления — что было бы удачней). Общее понятие «антропогенное воздействие» хотелось бы конкретизировать и привести схемы разностепенного влияния человека на тропический лес, в частности наблюдаемые нами на примере массива Ма Да.

Для понимания механизма воссоздания лесного полога после изъятия из него определенного объема фитомассы важно иметь информацию об очень многом, а именно: о сезонах года, о ритмике дождей, о климате и микроклимате, о строении почв, о их гидрологии, о динамике эррозионных процессов, об иерархии растений в древесном ярусе, о моно- и полидоминантности вертикальных горизонтов, об эдификаторе и главных породах в пологе (подъярусах), о листовом опаде и его роли, о термитах и их значении, о крупных деревьях и птицах (лесных животных), о принципиальной важности кронового пространства (особого мира крон), о животных и плодах, о биологии эдификаторной и главных древесных пород. Это почти все, еще можно добавить про лианы, биологию растений нижних подъярусов, перенос семян и плодов, регенерационную нишу, прорастание, пионерную растительность и это уже точно будет почти все, но без учета путей и способов утилизации, но это, возможно, и не столь уж актуально.

Основной принцип, видимо, житейски прост и мудр (очень трудное для выполнения сочетание) и состоит в том, что прежде чем что-то раскурочить, необходимо знать, как оно устроено, если конечно волнует вопрос о ремонте — реставрации — восстановлении в будущем. Если же нет, и на повестке дня стоит только одна задача реализовать бессмертную ремарку классика об экспроприации «милостей Природы», соответственно вопрос об отдаче долгов становится риторическим и перекладывается на плечи, спины, головы следующих поколений. Что же можно и так, это в большинстве случаев с тропическим лесами и происходит.

Трудно выбрать из обилия проблем, которые сформировали такое отношение к Лесу и всему, живущему в нем, одну — основную. Тем не менее, мы попытаемся это сделать, так как давно изучаем, анализируем вопросы и проблемы, связанные с освоением тропических лесов Вьетнама. Общаясь со специалистами по лесному хозяйству, заповедному делу, выискивая литературу и обращаясь к вестнику ITTO (International Tropical Timber Organization — Tropical Forest Update), в частности, понимаем, что суть главной проблемы одна и та же, к сожалению — экономическая, точнее социально-экономическая. Будь то на уровне крестьянина, государства или межгосударственных образований (блока, союза). Все страны в Юго-Восточной Азии были колониями (Англии, Франции или Нидерландов, может единично — других стран). Не могу ничего сказать про Туманный Альбион (рационализма у его представителей видимо больше, нежели чем у французов), но в колониях Франции и, в частности, во Вьетнаме очень быстро была организована сеть лесных станций классически прикладного направления — по оценке лесных запасов. Проводилась инвентаризация лесного фонда, составлялись сортиментные таблицы, изучался прирост наиболее ценных пород деревьев. Наряду с этим имели место и научные станции (в несравнимо меньшем количестве, конечно), а также очень активно проводились экспедиции зоологической и ботанической направленности, основная задача которых состояла в коллектировании — составлении сухих и влажных коллекций.

Рубка леса была выборочной, интерес был только к ценным породам, для них и составляли сортиментные таблицы. Принцип простой: отбирались деревья, имеющие темную плотную древесину. Стволовую древесину из страны вывозили в метрополию, всю обработку, изготовление изделий вели уже во Франции. На севере Вьетнама изымалась древесина и полезные ископаемые, на юге расчищали нужные территории (вы-



Огневая подсочка *Dipterocarpus dyeri*



Фрагменты стволов *Dipterocarpus dyeri* с центральной гнилью, диаметр 80 см



Трелевка фрагмента ствола *Dipterocarpus dyeri* по прорубленной в лесу просеке



Эродированное полотно лесной дороги, на поверхности скопления ферраллитного гравия



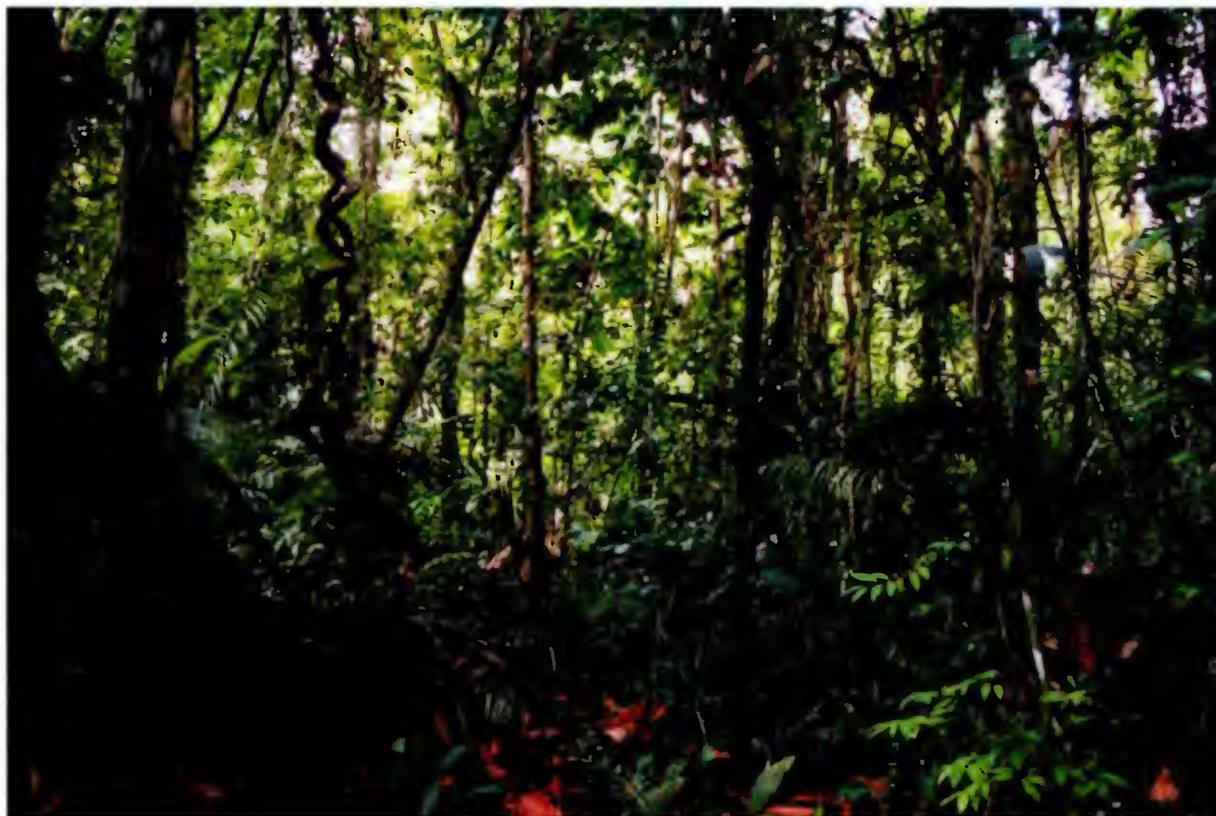
Лес после выборочной рубки



Лес после промышленной рубки. Сохранились отдельные крупные деревья, сплошной покров из лиан укрывает мелкие деревья и подрост



Кроны *Lagerstroemia* sp. с молодыми листьями



Заливаемые понижения диптерокарпового леса с торфяно-глеевыми почвами

рубали лес с последующей расчисткой) и проводили посадку каучуконосов (*Hevea brasiliensis* (H.b.k.) Muell.- Arg.). Недалеко от границы с Камбоджей (окрестности г. Лок Нинь) в хорошем состоянии находятся рощи из мощных столетних гевей. Нельзя утверждать безусловно, что именно колониальная политика Франции повинна в уничтожении части лесных массивов. На юге и на севере Вьетнама значительные площади почв отведены под возделывание риса. Окрестности г. Ханоя — это огромная низменность, по которой течет Красная река и ее притоки. Столица юга — г. Хошимин находится на уровне моря (или едва выше), южнее города — огромная дельта Меконга с плодородными для риса землями. Между этими рисовыми ландшафтами —1200 км горной страны с узкой равнинной приморской полосой. Почти вся территория Вьетнама 70 лет назад была покрыта лесами. Получение независимости в 1950 году, кроме ощущения свободы и счастья (лозунг, провозглашенный Хо Ши Мином: независимость — свобода — счастье) принесло и реальные экономические проблемы обустройства страны (пока только северной части Вьетнама — севернее 17-й параллели). Рис шел на внутренний рынок и его значимо не хватало. Продолжительный зимний прохладный сезон мог исключить один из трех урожаев и часто ставил под угрозу первый весенний урожай. Тайфуны влажного сезона могли свести на нет все усилия крестьян. В стране было неблагополучно с продовольствием. Весомую статью экспорта составляла ценная древесина. Шло строительство, страна постепенно вставала на ноги, нужны были электроэнергия, своя промышленность, а значит была огромная потребность в стройматериалах.

На юге вместо французов уже находились американские политические советники. В начале шестидесятых годов, через 12 лет после образования ДРВ начались военные действия. О том, что касается судьбы лесов, кратко сказано в начале книги и здесь нет смысла повторяться. Наследство техногенной войны чудовищно — уничтоженные леса, загрязненные химическими соединениями ландшафты. Люди были вынуждены приспосабливаться к таким условиям. После победы в 1975 году необходимо было поднимать экономический потенциал объединенного Вьетнама. Лес явился наиболее легко получаемым и ценным в экспортном отношении «данным богом» продуктом. Именно эти две составляющие и подписали ему приговор. Этот этап безоглядного освоения лесных ресурсов для быстрого получения прибыли характерен для пост колониального периода развития многих тропических стран.

Лесопокрытая площадь была грандиозна, деревья, имеющие ценную древесину, выросли сами. Лес вырубается, и одновременно расчищаются земли под сельскохозяйственные угодья — засаживаются кофе, зерновыми, плодовыми культурами. Можно переселить сюда крестьян из голодающих центральных провинций, дать им возможность возделывать плодородную землю. Так с 80-х годов началось освоение самого лесного района — гордости Вьетнама — Центрального плато или плато Тай Нгуен. Богатейшие полидоминантные леса на базальтовых темноцветных глубоких почвах. Высота плато 700–900 м над уровнем моря. Фантастические леса. К концу 90-х процесс их освоения идет уже полным ходом и здесь царят кофейные и перечные плантации.

Равнинные леса южного Вьетнама еще более уязвимы, людям и механизмам нет необходимости взбираться по крутым склонам и серпантину горных дорог. Здесь все как будто специально создано для человека-потребителя — приходи и бери. Кто же от такого подарка откажется? Одно дерево — 30 кубометров. Можно ли мечтать о чем-либо подобном в наших лесах, столетние сосновые боры на песках, подстилаемых глинами, также удивляют размерами деревьев, но в них — 10–15 кубометров. Дороги в равнинных лесах прокладывать удобно — слегка петляют, но и это ничего, колесный трактор пройдет и достаточно.

Поисковики-лесорубы выбирают дерево-жертву, расчищают лучами на 4 стороны пути отхода и затем на удобной им высоте начинают выбирать электрическими пилами куски ствола по его окружности. Конечно несколько неудобно работать пилами с активной рабочей зоной 40–50 см, когда диаметр ствола 140–200 см. Однако на лишение равновесия и жизни такого гиганта команде из 3–4 лесорубов требуется всего 20–30 минут. На наших глазах с деревом, диаметр ствола которого составлял 120 см, было покончено за 15 минут. В целях безопасности в ствол упирают изготавливаемые на месте шесты длиной 4 м. Подпиленное огромное дерево, кажется, не может поверить в случившееся и не сразу падает. Лесорубы ходят вокруг, уже никто ничего не пилит, все только ждут. Вдруг треск, как выстрел, — все замерли: в каком направлении пойдет крона. Дерево медленно начинает крениться к земле, все благополучно успевают отбежать и теперь созерцают дело рук своих. Отклонившись на 40–50° от вертикального положения, ствол и крона входят в пределы второго яруса и тут — разнообразные звуки, треск, хлопки — все сливается в один полифонический гул, завершаясь мощным ударом, от которого вздрагивает земля, — это

ствол впечатался в земную твердь. Затем ствол распиливают на восьмиметровые отрезки, в лесу между деревьями прокладывают дорогу для трактора (шириной 2,5–3,0 м), отрезки ствола волоком трелюют за колесным механизмом. От этого на почве остается глубокий — до латерита — желоб. Лесная дорога через несколько десятков метров выходит на полноценную лесовозную с профилированным полотном. В целях оптимизации вывоза древесины стараются найти близко растущие деревья. Если в 1989–1990 гг. в лесу Ма Да добывали деревья с диаметром ствола более метра (иногда на лесовозную машину умещался только один нижний отрезок ствола диаметром свыше 2 м), то в 1997–1998 гг. в рубку стали вовлекать деревья диптерокарпов диаметром 45–60 см (возраст их 80–100 лет).

Можно ли такие рубки (как процесс) классифицировать по принятой у нас в России схеме — сплошные, приисковые или выборочные, рубки ухода? По степени изъятия представителей одного вида — это сплошные, по методу вовлечения — приисковые. Нам представляется, что терминология не так важна, главное — имеется факт изъятия крупных деревьев с прокладкой дорог и применением тяжелых механизмов. Если бы вырубалось одно дерево на несколько гектаров, то это можно было бы приравнять к естественному вывалу с образованием лесного «окна». В нашем случае от крупных деревьев расчищаются целые участки леса. Мы неоднократно встречали в разных местах массива Ма Да (и в других лесхозах) старые и свежие вырубки площадью в несколько гектаров, наблюдая примерно одну и ту же картину: уцелевшие деревья с поврежденными стволами и кронами, сеть лесовозных дорог, трелевочные волоки, пни от срубленных деревьев и кроны, оставленные в память о загубленных гигантах.

Температура внутри разрушенного леса всего на 1–2° ниже, чем на открытом месте. На поверхности почвы уже обильны латеритные конкреции. Добычу древесины ведут, как правило, во время сухого сезона, с ливнями влажного сезона начинает разрушаться гумусовый почвенный горизонт. Всюду видны следы дождевой эрозии. Находясь на таких участках, особенно отчетливо понимаешь, сколь велика роль древесного полога, эшелонированного по вертикали, и листового опада. Следы плоскостной эрозии проявляются по прошествии 2–3 влажных сезонов. Деревья постепенно ослабевают и погибают, остается лишь *Irvingia malayana* (Irvingiaceae). Эта удивительная порода может в течение долгого времени существовать без соседей на открытых участках.

Поврежденные в процессе рубки деревья нижних подъярусов и лианы будут восстанавливать кроны. Сильное осветление благоприятно скажется на активизации роста лиан, через несколько лет на высоте от 1 до 5–7 м от поверхности почвы поднимутся и застынут волны лианового моря. В полдень из-под такого покрывала почти не видно неба, возникает ощущение подземелья. Доминируют лианы из родов *Bauhinia* (Fabaceae), *Parthenocissus* (Vitaceae) и *Ancistrocladus* (Ancistrocladaceae). Плотный полог из переплетенных ветвей лиан не дает возможности возобновляться лесным растениям и плоды, падающие с уцелевших деревьев (в частности, — орехи диптерокарпов) не достигают поверхности почвы.

В случаях, когда с территории убрали большинство деревьев и расчистили ее от лесных растений, процесс зарастания будет идти по иной схеме. Во время влажного сезона появятся всходы принесенных ветром семян чрезвычайно распространенного на разрушенных лесных территориях и очень сильного травянистого растения — *Eupatorium odoratum* (или посконника) из сем. сложноцветных.

Растения будут расти с поразительной скоростью и к окончанию влажного сезона поднимутся на 1–1,2 м. Во время сухого сезона они отцветут и рассеют вокруг парашютики своих мелких семян. На следующий (второй) влажный сезон *Eupatorium* уже прочно обоснуется на территории. Растения достигнут высоты 1,5–2,0 м, стебли увеличатся в диаметре. Часть стеблей ежегодно отмирает, но отдельные сохраняются долго, утолщаясь до 2,5 см. Корневая система этой травы осваивает латериты, использует, возможно, парообразную почвенную влагу. *Eupatorium* не позволяет другим растениям поселяться рядом с собой, — только некоторые лианы, такие как *Vallaris heynii* (Apocynaceae) способны составлять ему конкуренцию. По-видимому, участки, на которых доминирует посконник представляют собой устойчивые сообщества. Вытеснить *Eupatorium* можно, используя затенение. Показательно, что это растение в лесных «окнах» встречается единично и отсутствуют на обочинах дорог под кронами деревьев, растущих близко к ее полотну.

Таким образом, если рубка была относительно щадящей, дренированные участки леса превращаются в заросли лиан, или при интенсивном изъятии деревьев — в заросли посконника. Низинные участки с глеевыми почвами занимает злак *Imperata cylindrica*, покрывая их сплошным ковром. Если не знать предыстории таких терри-

торий, то саванноподобные участки могут показаться даже живописными, благодаря изумрудной зелени узких листьев и ярко-белым соцветиям этой травы.

Расчистка бывшей лесной площади меняет здесь климатический режим: возрастают освещение, температура воздуха и почвы, испаряемость, резко уменьшается влажность почвы и приземных слоев воздуха. Как было уже замечено выше, поверхность почвы, лишенная защиты древесного полога становится открытой для солнечных лучей и дождевых капель. В лесном сообществе нарушается течение тысячелетиями отрегулированных процессов. Восстановление леса на таких территориях естественным путем невозможно. Чем больше площадь расчистки, тем увереннее можно говорит о переходе ее в разряд пустошей, злаковников и других зарослей. Здесь возможно проведение лесохозяйственных мероприятий с посадкой лесных культур, а также орехоплодных (кешью) и плодовых деревьев (манго, лонган). Способы традиционные: вспашка, культивация, перед началом влажного сезона посадка саженцев из питомника, прополка сорняков, замена погибших саженцев новыми. Все это при большой доле ручного труда, и главное, постоянном уходе. На сегодняшний день наиболее распространены лесные культуры из следующих интродуцентов: акация (*Acacia mangium*, *A. auriculata*), эвкалипты (*Eucalyptus* spp.) и тик (*Tectona grandis*).

Схема восстановления лесов, фенотипически сходных с первичными, должна базироваться на знаниях о биологии того или иного тропического леса в целом, как сообщества, и на биологии главных его компонент. В реальных ситуациях мы не успеваем собрать, осознать, систематизировать полученные знания о лесе с целью выработки предложений по его восстановлению до того, как значительные площади лесов вовлекаются в рубку. Леса как бы ускользают из рук ученых, из поля их научной деятельности. Так было и на нашей экологической станции в Ма Де. По договору с лесопромышленным объединением территория передавалась нам под научный полигон на 25 лет и изымалась из лесопользования. Однако к нашему изумлению и огромному огорчению рубки начались уже через полтора года и только наше личное участие в защите нескольких наиболее крупных диптерокарпов позволило их сохранить по сей день (январь 2002г.).

Интенсивное промышленное освоение (практически сведение) тропических лесов во Вьетнаме (как впрочем и в других странах Юго-Восточной Азии) стало реальностью. Леса сохраняются на территориях ряда национальных парков. Можно ли в свете необратимости сокращения площадей лесов говорить о минимально допустимой площади сохраняемого тропического леса? Из чего такая площадь должна складываться? Считаем противоправным вторгаться в природу, имея целью лишь числа и подсчеты и уверены, что никакая выверенная математическая модель не в состоянии объяснить все процессы, имеющие место в лесу. Невероятно сложно учесть все многообразие связей и, как нам представляется, подчас с натуралистическим кропотливым принципиально-понятийно-интуитивным подходом можно глубже «проникнуть» в лесное сообщество. Итак, может ли быть у тропического леса минимальная площадь, каков объем ландшафта, в котором в не метаморфизированном виде сохранились бы природные связи и процессы (структурно-функциональная организация)? Если брать растительный и животный мир, то пределы следующие: обратив внимание на вершину трофической пирамиды и увидев там тигра, можно сразу впасть в уныние (для хозяйственника) или во вполне объяснимую радость (для ученого). Охотничья территория одного тигра — это ни много ни мало 100 кв. км. Если речь идет о поддержании и сохранении вида, то только для его сохранения территория должна быть не менее 300–400 кв. км, плюс буферная зона. С крупными лесными копытными, со слонами и буйволами те же проблемы, их дневные переходы составляют несколько километров. Теперь отрешимся от плотоядных и травоядных и попытаемся сосредоточиться на растениях. Начнем подсчитывать количество видов: деревьев — приблизительно 300 (далее также приблизительные оценки), лиан — 100, эпифитов — 30, трав — 80. При этом важно учитывать, как эти растения распределены, какие из них фоновые. Теперь — 60–70% территории лесного массива Ма Да занимают плакорные участки с хорошо дренированными почвами, 15–20% — низинные с глеевыми и торфяно-глеевыми почвами, 10–15% — берега рек и речные долины. Для многих почвенных разностей характерны свой генезис, гидрологический режим и своя растительность. То есть для того, чтобы знать, как распределяются растения по территории необходимо в первую очередь, представлять, как в ландшафте распределены почвенные разности.

Затем необходимо установить, на какой по площади территории будут встречены (хотя бы единожды) все произрастающие на ней виды. Так, фоновые 120 видов деревьев и 40 видов лиан отмечены на 4 км^2. Из них отдельные растения на участке указанной площади были встречены

единично. Осталось «добрать» 240 видов деревьев и лиан из 400, выявленных в массиве. Предположив, что каждый относительно редкий вид будет встречаться хотя бы единожды на 1 га (0,01 км^2), к искомой площади необходимо прибавить 240 га (2,4 км^2). Учитывая особенности опыления, и, соответственно, необходимость наличия нескольких экземпляров одного вида, предыдущую величину следует хотя бы утроить. В сумме (4 км^2 и 7,2 км^2) получаем 11,2 км^2. Поскольку влияние открытого пространства на лесной микроклимат нивелируется приблизительно на расстоянии 100–150 м от стенки леса, стенку леса или опушку нельзя рассматривать как тропический лес, он начнется только через несколько десятков метров. Опять необходимо увеличить площадь, — уже до 16–18 км^2. Таким образом, минимизировав все, что возможно, забыв о тиграх и слонах мы получили, что для растений на почти лишенном рельефного разнообразия ландшафте площадь территории, на которой лес может себя поддерживать находится в пределах 18 км^2 (если представить прямоугольник, то это 4 × 4,5 км). По периметру такой лес можно обойти за 6–8 часов. Очевидно, что основная ошибка наших подсчетов заложена в допущении 1 вид — 1 учетная единица площади (1 га), но по массиву Ма Да почти так и получалось: фоновые виды на определенном по размеру участке, остальные на протяженных маршрутах. В предгорных и горных лесах произрастает до 800–900 видов деревьев, число видов лиан сопоставимо с равнинными лесами или меньше, но значительно больше эпифитов и наземных трав. С увеличением объема информационной насыщенности ландшафта возрастает число ниш или откликов. Это, соответственно, приведет к значительному возрастанию минимально допустимой площади тропического леса, призванной сохранить для Планеты биологическое разнообразие растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования, проведенные в диптерокарповом лесу массива Ма Да позволили выявить ряд важнейших особенностей этого лесного сообщества, а именно: богатый видовой состав лесных растений различных жизненных форм; сложную пространственную организацию сообщества; присутствие в составе древостоя доминантов и эдификатора; возможность достижения деревьями, лианами и травянистыми растениями (включая эпифиты и полуэпифиты) возраста и размеров, близких к предельным; мощный для тропических лесов гумусовый горизонт и слой растительного опада; специфический и близкий по сезонам к постоянному микроклиматический режим под пологом леса.

Исследования лесных почв показали, что на плакорах формируются ферраллитные почвы — красно-желтые, среднесуглинистые с хорошо развитым горизонтом пизолитового латерита, подстилаемые глинистыми сланцами. В блюдцеобразных микропонижениях, благодаря привносу водой мелкодисперсной почвенной фракции, образуются желтые глинистые (средне-тяжелосуглинистые) почвы (глинистые линзы). В крупных понижениях рельефа, в условиях временного или сезонного затопления атмосферными осадками, развиваются гидроморфные почвы с мощным торфянистым и подстилающим его глеевым горизонтами, а также глинистые тяжелые почвы.

Работы по изучению особенностей гидрологии лесных почв позволили установить, что гидрологический режим красно-желтых почв относится к муссонно-промывному, желтых почв локальных понижений, торфянисто-глеевых и глинистых почв депрессий — к временно застойному, а отдельных понижений — к проточно-застойному. Важно отметить, что латеритный горизонт, сложенный пизолитовыми конкрециями, в значительной степени определяет специфику почв плакорных участков. Основное значение этого горизонта состоит в предотвращении переувлажнения гумусового горизонта и быстром переводе атмосферных осадков вглубь почвенной толщи. В итоге, в верхнем почвенном слое создается горизонт подвешенной влаги. Обладая незначительной влагоемкостью, латериты препятствуют формированию капиллярной каймы грунтовых вод и поднятию ее к поверхности почвы, уменьшая, тем самым, потери влаги на эвапотранспирацию во время сухого периода.

В контексте изучения вопросов гидрологического режима лесных почв, считаем принципиально важным подчеркнуть, что фильтрующаяся атмосферная вода осаждается на поверхности подстилающего латериты глинистого водоупорного слоя. В результате, в латеритах образуется слой свободной почвенной воды. От поверхности вода находится на удалении от 0,4 до 1,6 м и поэтому легко доступна для корней растений. В течение влажного сезона в слое конкреций поддерживается относительно постоянный уровень свободной воды. Вместе с тем, фильтрующаяся через глины вода аккумулируется в почво-грунтах на глубине от 2-х до 7 м. Однако непродолжительные перерывы в выпадении осадков (2–3-е суток) приводят к значительным колебаниям влажности гумусового горизонта. Подсыхание его толщи ведет к уплотнению нижнего, граничащего с латеритным, слоя (подгоризонта). При выпадении в конце влажного сезона мощных ливневых осадков, быстрое промачивание уплотненного гумусового подгоризонта становится затруднительным, это приводит к появлению на поверхности избытка атмосферной влаги и ее перераспределению по элементам рельефа.

В ходе исследований было установлено, что почвы в блюдцеобразных понижениях (желтые почвы глинистых линз) являются основным субстратом для сооружения термитами земляных гнезд. Также удалось показать, что крупные земляные купола влияют на динамику формирования микрорельефа и гидрологический режим почв. Так, под земляным куполом крупных термитников формируется зона постоянно низкой влажности, где в течение всего влажного сезона сохраняются сухие почвенные слои.

Изучение деревьев, лиан, эпифитов, полуэпифитов и трав позволило выявить значительное флористическое богатство лесного массива Ма Да. Так, было установлено, что основу таксономического состава лесных растений равнинного диптерокарпового леса на плакорных территориях формируют 136 видов деревьев, принадлежащих к 39-ти семействам, 96 видов лиан из 31-го семейства, 57 видов наземных трав из 25-ти семейств, 27 видов эпифитов из 7-ми семейств и 4 вида полуэпифитов из 3-х семейств. Для гигрофитных условий — 41 вид деревьев из 23-х семейств, 44 вида лиан из 20-ти семейств, 13 видов наземных травянистых из 10-ти семейств, 10 видов эпифитов из 4-х семейств и 2 вида полуэпифитов из 1-го семейства. При этом важно отметить, что наибольшее видовое разнообразие свойственно древесным породам. Количество видов деревьев на участке леса в 1 гектар составляет 60–80 видов, лиан — 20–30 видов, наземных трав

— 10–12 видов, эпифитов — 15–20 видов, полуэпифитов — 3–4 вида.

Наиболее крупными семействами являются (в порядке убывания видов): Euphorbiaceae, Annonaceae, Rubiaceae, Fabaceae, Orchidaceae, Sterculiaceae, Verbenaceae, Araceae, Arecaceae, Tiliaceae, Dipterocarpaceae.

Одной из наиболее важных, дискуссионных и труднорешаемых была задача изучения пространственной организации лесного сообщества. Результатом продолжительных стационарных и маршрутных исследований явился вывод о том, что пространственное распределение растений в диптерокарповом лесу позволяет выделить в нем древесный ярус (полог) с несколькими вертикальными составляющими — подъярусами, при этом визуально четко различаются два верхних подъяруса и нижний подъярус. Ярус трав фрагментарен вследствие значительной затененности поверхности почвы древесным пологом (0,1–0,4% от освещения на открытом участке). Одновременно с этим, травы имеют хорошо выраженную парцеллярную структуру, особенно на участках получающих дополнительное освещение (лесные «окна»). Лианы и эпифиты, в большинстве своем, приурочены к определенным высотным границам в древесном пологе.

Одним из важных этапов нашей работы явилось подробное изучение *Dipterocarpus dyeri*. Было установлено, что *D. dyeri* является фоновым видом в равнинных лесах южного Вьетнама на глубоких, хорошо дренированных ферраллитных почвах; достигает наибольшей среди других видов деревьев высоты и фитомассы; формирует монодоминантный верхний подъярус и это в значимой степени определяет условия обитания деревьев и лиан в подчиненных подъярусах; является наиболее долгоживущей породой, семенная продукция взрослых экземпляров превышает таковую других лесных растений; ежегодно формирует листовой опад, сопоставимый по массе с суммарным опадом всех других деревьев и лиан; его листья в слое опада разрушаются медленно, сохраняясь на поверхности почвы в течение 10–11 месяцев, в то время как листья большинства других растений разрушаются в опаде уже к середине влажного сезона.

Изучение строения корневых систем деревьев (в первую очередь *D. dyeri* как эдификатора), а также лиан, позволило прийти к выводу, что корневая система *D. dyeri* дифференцирована на вертикальные (стержневой, якорные) и поверхностные (горизонтальные) корни. При этом вертикальные корни достигают глубины залегания водоносных глинистых почвенных слоев. Мощные горизонтальные корни развиваются преимущественно в гумусовом горизонте, часто выходят на поверхность и осваивают лесную территорию в границах проекции кроны. Тонкие, горизонтально ориентированные, ростовые скелетные корни формируют густую сеть в верхнем 20-ти сантиметровом слое почвы (до глубины залегания латеритного горизонта). Во время влажного сезона на корнях, растущих в нижних слоях листового опада, образуются наиболее тонкие и физиологически активные сосущие корни. Большинство тонких корней становятся эктомикоризными. В симбиоз с *D. dyeri* вступают несколько видов грибов из родов *Amanita, Cantharellus, Russula* и, возможно, *Boletus*.

Крупные деревья из второго и третьего подъярусов, а также лианы с мощными одревесневающими стеблями формируют корневые системы по типу *D. dyeri*. При этом некоторое виды деревьев и лиан в процессе развития сохраняют первичный корень.

При изучении особенностей роста и развития эдификаторной породы — *D. dyeri* было установлено, что в развитии диптерокарпа имеется несколько наиболее важных моментов:

— развитие и укоренение проростков, при этом определяющим условием является распределение плодов-орехов по поверхности почвы в зависимости от удаления от ствола *D. dyeri*, т.к. заглублению первичного корня у проростков находящихся под кроной материнского дерева препятствует мощный слой листового опада, а также застаивание атмосферной влаги в слое более мощного гумусового горизонта, сформированного в пределах проекции кроны (как результат длительного существования древесной породы и накопления продуктов переработки листового опада), что приводит к вымоканию первичного корня и гибели проростков, при этом орехами диптерокарпа активно питаются белки и термиты;

— достижение центральным корнем водоносных глинистых почвенных горизонтов, сопряженное с поддержанием в течение нескольких лет преимущественного формирования вертикальной части корневой системы (первичного корня) при замедленном развитии надземной части растений;

— выход кроны подроста из сомкнутого полога крон деревьев нижних подъярусов, что обеспечивает растениям интенсивное развитие в условиях лучшей освещенности;

— первая полная смена листьев в кроне дерева (в возрасте 60–80 лет) и связанные с этим цветение и плодоношение;

— занятие лидирующего положения в лесном пологе при постепенном замедлении скорости роста в высоту;

— наращивание объема ствола, диаметр которого может достичь 220–260 см, при максимальной высоте деревьев — 55–57 м.

Продолжительность жизни *D. dyeri* по нашим косвенным оценкам находится в пределах 400–600 лет.

Растениям равнинного диптерокарпового леса присуща определенная специфика прохождения фенологических фаз. Цветение и плодоношение у большинства видов деревьев, лиан и трав наблюдаются ежегодно и только единичные виды деревьев цветут и плодоносят с промежутком в 3–4 года. Древесные растения верхних подъярусов древостоя цветут и плодоносят в фиксированные сроки, у растений нижних подъярусов эти сроки сильно растянуты во времени. Большинство видов нижнего подъяруса цветет с небольшими перерывами в течение всего года, в то время как деревья верхних ярусов отцветают в течение 4–10 дней. Многие виды древесных лиан цветут на протяжении одного-двух месяцев. Продолжительность периода цветения деревьев и лиан увеличивается в направлении к нижним подъярусам. При этом, пик цветения в диптерокарповом лесу приходится на сухой сезон, пик плодоношения — на конец сухого — начало влажного сезона.

Листопадность является неотъемлемой характеристикой подавляющего большинства деревьев и лиан. Деревья верхних подъярусов, в основном, полностью листопадны, деревья нижних ярусов — как правило, частично листопадны. Сроки начала листопада у разных видов деревьев индивидуальны, но близки по годам. Смена листьев начинается в начале сухого сезона. Крупные деревья теряют листья в течение 7–10 дней и уже через несколько дней после листопада начинают формировать листья новой генерации. Только единичные виды деревьев остаются в безлистном состоянии до начала влажного сезона. Масса свежего растительного опада в изучаемом лесном массиве составляет 6–7 т/га, и это, преимущественно, листовой опад деревьев и лиан. Основная масса листового опада формируется в декабре-марте. Листовой опад предохраняет поверхность почвы от перегрева в период сухого сезона и от капельно-дождевой эрозии и плоскостного стока при выпадении ливневых осадков в течение влажного сезона, а также служит субстратом для развития сосущих и микоризных корней лесных растений. Главными переработчиками листового и веточного опада являются термиты.

Зарастание периодически возникающих лесных «окон» происходит за счет восстановления поврежденных лесных растений, участие растений-пионеров в этом процессе минимально. Значительные по площади территории с сильно нарушенной структурой леса и с разрушенным гумусовым почвенным слоем зарастают пионерной растительностью. В результате изменения микроклиматического режима и приближения его к климату открытых пространств, восстановление поврежденных, а также естественное возобновление лесных древесных растений не происходит. Уничтожение древесной растительности приводит к формированию азонального саванно-подобного злакового климаксового сообщества. При соблюдении определенной агротехники (вспашка, прополка и т.д.) на таких территориях возможно создание посадок из неприхотливых пород деревьев, преимущественно интродуцентов.

Надежду на сохранение лесного массива Ма Да для последующих поколений вселяет принятое руководством Провинции Донг Най решение о создании здесь национального парка или заповедника. Мы очень надеемся, что это решение будет последовательно претворяться в жизнь, благодаря чему продлится существование этого уникального леса.

ЛИТЕРАТУРА

Бородин А.М., Кулацкий К.К., Правдин Л.Ф. Тропические леса. М.: Лесн. пром., 1982. 296 с.

Буй Доан. Исследование биогрупп в естественных тропических лесах на плато Жалай Контум (на юге Вьетнама). Автореф. дис. ... к-та биол. наук. Воронеж, 1991. 22 с.

Вальтер Г. Растительность земного шара. Т. I. Тропические и субтропические зоны. М.: Прогресс, 1968. 551 с.

Воронцов А.И. Лесная энтомология. М.: Высшая школа, 1967. 400 с.

Гирс Г.И. Физиология ослабленного дерева. Новосибирск: Наука, 1982. 256 с.

Глазовская М.А., Геннадиев А.Н. География почв с основами почвоведения. М.: изд-во МГУ, 1995. 400 с.

Дылис Н.В. Леса Южного Китая и их изучение // Изв. АН СССР, сер. биол. №4. М., 1958. С.482–489.

Еник Ян. Структура корневых систем и подземная фитомасса в экваториальных лесах // Ботан. журн., Т. 58, № 10, 1973. С.1397–1406.

Зонн С.В. Тропическое почвоведение. М.: изд-во УДН, 1986. 400 с.

Кабанов Н.Е. Тропическая лесная растительность провинции Юньнань (КНР). М.: Наука, 1971. 183 с.

Калякин М.В., Корзун Л.П., Трунов В.Л. Характеристика орнитокомплекса равнинного диптерокарпового леса Ма Да (провинция Донг Най, южный Вьетнам) // «Тропцентр-98». Кн. 1, ч. I–II. Москва — Ханой, 1997. С.74–113.

Корзун Л.П., Трунов В.Л. Трофическая адаптация птиц-носорогов в свете морфологического анализа челюстного аппарата (Buserotidae) // «Тропцентр-98». Кн. 1, ч. I–II. Москва — Ханой, 1997. С.114–133.

Красильников П.К. Методика полевого изучения подземной части растений. Л.: Наука, 1983. 208 с.

Криволуцкий Д.А., Огуреева Г.Н., Хюинь Ким Хой. Палеарктические элементы в экосистемах горных лесов северного Вьетнама // Вестник Моск. ун-та, сер.5. География. №6. М.: изд-во МГУ, 1995. С.53–59.

Кузнецов А.Н. Особенности распределения в межполосном пространстве корней вяза приземистого и его микотрофность // Повышение продуктивности полупустынных земель Северного Прикаспия. М.: Наука, 1989. С.113–120.

Кузнецов А.Н. Местообитания ароидных в южном и центральном Вьетнаме // Московская междунар. конф. по ароидным. М.: ГБС РАН, 1992. С.32–34.

Кузнецов А.Н., Виноградов А.И. Структура древостоев равнинных диптерокарповых лесов южного Вьетнама (на примере массива Ма Да) // «Тропцентр-91». Москва — Хошимин — Ханой — Нячанг. М.: ЮНИФИР, 1992. С.108–112.

Кузнецов А.Н. Лианы равнинного диптерокарпового леса южного Вьетнама // «Тропцентр-98». Кн. 1, ч. I–II. Москва — Ханой, 1997. С.279–293.

Кузнецов А.Н., Беляева Н.В. Динамика накопления и утилизации листового опада в равнинных диптерокарповых лесах южного Вьетнама. Некоторые особенности гидрологического режима лесных почв // «Тропцентр-98». Кн. 1, ч. I–II. Москва — Ханой, 1997. С.293–308.

Кузнецов А.Н. Растительность массива Фансипан // Материалы зоолого-ботанических исследований в горном массиве Фансипан (северный Вьетнам). Сер. «Биоразнообразие Вьетнама». Москва — Ханой, 1998. С.81–128.

Кузнецов А.Н. Первичные тропические леса и биотопы горного массива Чыонг Шон на территории Национального парка Ву Куанг, Вьетнам // Материалы зоолого-ботанических исследований в Национальном парке Ву Куанг. Сер. «Биоразнообразие Вьетнама». Москва — Ханой, 2001. С.51–161.

Кузнецов А.Н. Военное применение гербицидов армией США во Вьетнаме: современное состояние тропических лесов и их реакция на обработки // Отдаленные последствия применения «Оранжевого агента/диоксина» армией США во Вьетнаме. Сер. «Диоксины супертоксиканты XXI века». Инф. вып. к 15-летию Тропического центра. М.: ВИНИТИ, 2003 (в печати).

Кузнецов А.Н., Калякин М.В. Опыт организации и проведения полевых исследований в тропических лесах Вьетнама // Материалы зоолого-ботанических исследований в карстовом массиве Ке-Банг — Фон Ня. Сер. «Биоразнообразие Вьетнама». Москва — Ханой, 2003 (в печати).

Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П. Растительность карстового горного массива Ке Банг — Фон Ня // Материалы зоолого-ботанических исследований в кастовом массиве Ке-Банг — Фон Ня. Сер. «Биоразнообразие Вьетнама». Москва — Ханой, 2003 (в печати).

Менницкий Ю.Л. Дубы Азии. Л.: Наука, 1984. 316 с.

Ньюмен А. Легкие нашей планеты. Пер. с англ. М.: Мир, 1989. 335 с.

Постолаке Г.Г. Лесная подстилка в круговороте веществ. Кишинев: «Штинца», 1976. 180 с.

Прилепский Н.Г. Сравнительная характеристика вторичных и некоторых первичных растительных сообществ лесного массива Ма Да // «Тропцентр-98». Кн. 1, ч. I–II. Москва — Ханой, 1997. С.309–333.

Программа и методика биогеоценотических исследований. Отв. ред. Дылис Н.В. М.: Наука, 1974. 403 с.

Ричардс П. Тропический дождевой лес. Пер. с англ. М.: ИЛ, 1961. 183 с.

Роде А.А. Основы учения о почвенной влаге. Т. I и II. Л.: Гидрометеоиздат. — Т. I. 1965. 664 с.; Т. II. 1969.650 с.

Роде А.А., Смирнов В.Н. Почвоведение. М.: Высшая школа, 1972. 475 с.

Рожнов В.В., Кузнецов Г.В. Материалы по размножению некоторых видов беличьих (Sciuridae) Вьетнама // Материалы зоологических исследований во Вьетнаме (1987–1990 гг.). М., 1992. С.18–22.

Рожнов В.В. Естественно-исторические исследования в Индокитае: ретроспективный обзор // Материалы зоолого-ботанических исследований в горном массиве Фансипан (северный Вьетнам). Сер. «Биоразнообразие Вьетнама». Москва — Ханой, 1998. С.11–66.

Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.

Сергеева Т.К., Холопова Л.Б., Нгуен Три Тьен, Нгуен Шунг Ту. Животное население и свойства «подвешенных почв» тропического эпифита *Asplenium nidus* L. // Экология. №5, 1989. С.29–40.

Сергеева Т.К., Компанцев А.В., Компанцева Т.В., Второва В.Н. Разнообразие биоты «подвешенных» почв в тропических лесах (на примере папоротника *Asplenium nidus* L.) // «Тропцентр-98». Кн. 1, ч. I–II. Москва — Ханой, 1997. С.261–278.

Серебряный М.М. Ароидные Вьетнама. Систематика. Экология. Перспективы интродукции. Автореферат дис.... к-та биол. наук. М., 1990. 28 с.

Соколов В.Е, Шилова С.А. и др. Отдаленные биологические последствия войны в южном Вьетнаме. М., 1996. 239 с.

Сумардья Э.А. Сохранение генетических ресурсов тропического леса in situ: опыт Индонезии // Материалы Первого Международного конгресса по биосферным заповедникам. Охрана природы, наука и общество. Минск, 1987. С.27–31.

Сукачев В.Н. Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964.

Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.

Трунов В.Л. К вопросу о роли фикусов-душителей (Moraceae) в размножении синеухого бородастика (*Megalaima australis*) // «Тропцентр-98». Кн. 1, ч. II. Москва — Ханой, 1997, С.134–141.

Тхай Ван Трунг. Экология и классификация лесной растительности Вьетнама. Автореферат дис.... д-ра биол. наук. Л., 1962. 44 с.

Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 215 с.

Шекарова О.Н. Популяционная экология рыжей колючей крысы (*Maxomys surifer* Miller, 1900), южный Вьетнам. Автореферат дис.... к-та биол. наук. М., 1998. 24 с.

Федоров Ан.А. Влажнотропические леса Китая // Бот. журн. Т. 43, № 10, 1958. С.1385–1409.

Фридланд В.М. Почвы и коры выветривания влажных тропиков. М.: Наука, 1964. 321 с.

Харборн Дж. Введение в экологическую биохимию. Пер. с англ. М.: Мир, 1985. 321 с.

Чертов О.Г. Экотопы дождевого тропического леса (на примере Вьетнама). Л.: Наука, 1985. 48 с.

Эрперт С.Д. Рост и развитие древесных и кустарниковых растений в культурных биогеоценозах на почвах солонцового комплекса // Биогеоценотические основы освоения полупустыни Северного Прикаспия. Отв.ред. Роде А.А. М.: Наука, 1974. С.207–310.

Эттенборо Д. Живая планета: Пер. с англ., М.: Мир, 1988. 328 с.

Яковлев М.С., Яковлева Т.Н. С берегов Невы в тропики. Л.: Наука, 1968. 122 с.

Alexander I.J. Mycorrhizas in tropical forests // Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems Ed. Proctor J. Oxford, 1989. P.169–188.

Alexander I., Ahmad N., Lee Su See. The role of mycorrhizas in the regeneration of some Malaysian forest trees. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 1992. Vol. 335. P.379–388.

Appanah S., Rasol A.M. Fruiting and seedling survival of dipterocarp in a logged forest // Journal of Tropical Science. 1994. Vol. 6, No. 3. P.215–222.

Ashton P.S. Vegetation and soil association in tropical forests // Malay. Nat. J. 1978. Vol. 30(2). P.225–231.

Ashton P.S. Dipterocarpaceae // Flora Malesiana. 1982. Vol. 9 (2). P.237–552.

Ashton P.S. Regeneration in inland lowland forests in south Viet-Nam one decade after aerial spraying by agent orange as a defoliant. 1986. P.19–34.

Ashton P.S, Givnish T.I., Appanah S. Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics // Am. Nat. 1988. Vol.132, No. 1. P.44–66.

Ashton P.S. Systematics and ecology of rain forest trees // Taxon. 1988. Vol. 37(3). P.622–629.

Ashton P.S. Dipterocarp biology as a window to the understanding of tropical forest srtucture // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1988. Vol.19. P.347–370.

Ashton P.S. Dipterocarp reproductive biology // Tropical rain forest ecosystems. Eds. by Lieth H., Werger M.I.A. Amsterdam, 1989. P.219–240.

Ashton P.S. Species richness in tropical forests // Tropical forests. 1989. P.239–251.

Ashton P.S. Toward a regional classification of the humid tropics of Asia // Tropics. 1991. Vol. 1. P.1–12.

Ashton P.S. The structure and dynamics of tropical rain forest in relation to tree species richness // The ecology and silviculture of Mixed-Species forests. Amsterdam, 1992. P.53–64.

Ashton P.S., Hall P. Comparison of structure among mixed dipterocarp forests of north-western Borneo // Journal of Ecology. 1992. Vol.80. P.459–481.

Ashton P.S. The community ecology of Asian rain forests, in relation to catastrophic events // J. Biosci. 1993. Vol.18, No. 4. P.501–514.

Ashton P.S. Philippine phytogeography // Asia life sciences. 1993. Vol. 2(1). P.1–8.

Becker P., Castillo A. Root architecture of shrubs and saplings in the understory of a tropical moist forest in lowland Panama // Biotropica. 1990. Vol. 22, No. 3. P.242–249.

Biogeographical Evolution of the Malay Archipelago. Ed. Whitmore T.C. Oxford, 1978. 147 p.

Black R.E. Herbicide distribution patterns in South Viet Nam, 1961–1971 // Herbicides in War — The Long term effects on man and nature. 2nd International Symposium 15–18 November 1993, Hanoi, Vietnam. Hanoi, 1994. P.77–80.

Brokaw N.V.L. Gap-phase regeneration in a tropical forest // Ecology. 1985. Vol. 66 P.682–687.

Brokaw N.V.L., Scheiner S.M. Species composition in gaps and structure of a tropical forest // Ecology. 1989. Vol.70. P.538–541.

Brown S., Lugo A.E. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle // Biotropica. 1982. Vol. 14. No. 3. P.161–187.

Bruijnzeel L.A. Hydrology of tropical forests and effects of conversion: a state Knolledge review. UNESCO. France. Paris, 1990. 224 p.

Campbell E.J.F., Newbery D.McC. Ecological relationships between lianas and trees in lowland rain forest in Sabah. East Malaysia // J. Trop. Ecol. 1993. Vol. 9. P.469–490.

Cao Min. A preliminary report on the species diversity of *Shorea chinensis* forest in Southwest China // Journal of Tropical Forest Science. 1993. Vol. 6. No. 1. P.1–7.

Carlson E.A. International Symposium on Herbicides in the Vietnam War // Appraisal BioScience. 1983. Vol. 33, No. 3. P. 507–512.

Detienne P., Deon G. Wood of the Dipterocarpaceae in Cambodia, Lao and Vietnam // Bois et Forests des Tropiques. 1992. No. 232. P.29–44.

Dial R., Tobin S.C. Description of arborist methods for forest canopy access and movement // Selbyana. 1994. Vol. 15. No. 2. P.24–37.

Hetterscheid W.L.A., Serebryanyi M.M. Notes on the genus *Amorphophallus* (Araceae). Two new species from Vietnam // Blumea. 1994. No. 39. P.283–287.

Floristic inventory of tropical countries... Ed. David G. Campbell.1989.

Kitayana K. An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo // Vegetatio. 1992. Vol.102. P.149–171.

Kitayana K., Kulip J., Nais J., Biun A. Mountain chronicles. Vegetation survey on Mount Trus Madi, Borneo a prospective new mountain park // Mountain Research and Development. 1993. Vol.13, No. 1. P.99–105.

Kuznetsov A.N. Aroid habitats in Central and South Vietnam // Moscow Aroid Conference 1992. Moscow, 1992. P.32–34.

Kuznetsov A. The Forest of Vu Quang Nature Reserve. Vietnam, Hanoi: WWF, 2001. 102 p.

Kuznetsov A.N. The structure and species composition of lowland forests in southern Vietnam // International symp. on

biodiversity and systematics in tropical ecosystems. Bonn, 2–7 May 1994. Program and abstracts. Bonn: Koening Museum, 1994. P.40–41.
Madani L. A new species of *Dipterocarpus* (Dipterocarpaceae) with vestigial fruit-calyx lobes // Sandakania. 1993. No. 2. P.1–7.
Manokaran N., LaFrankie J.V., Kochummen K.M., Quan E.S., Klan J.E., Ashton P.S., Hubbell S.P. Methodology or the fifty hectare research plot at Pasoh forest reserve. Forest Research Institute Malaysia, Kuala Lumpur. 1990. 76 p.
Manokaran N., Kochummen K.M. Tree growth in primary lowland and hill dipterocarp forests // Journal of Tropical Forest Science. 1994. Vol. 6, No. 3. P.332–345.
Masahiko O. Latitudinal pattern of mountain vegetation zonation in southern and eastern Asia // Journal of Vegetation Science. 1993. Vol. 4. P.13–18.
Nadkarni N. Use of a portable platform for observations of tropical forest canopy animals // Biotropica. 1988. Vol. 20. P.350–351.
Nakashizuka T., Yusop Z., Nik A.R. Altitudinal zonation of forest communities in selandor, Peninsular Malaysia // Journal of Tropical Science. 1991. Vol. 4. No. 3. P.233–244.
Newbery D.M., Alexander I.J., Thomas D.W., Gartlan J.S. Ectomycorrhizal rain-forest legumes and soil phosphorus in Korup National Park, Cameroon // New Phytol. 1988. Vol. 109. P.433–450.
Nguyen Quang My, Nguyen Phuong Dong. The soil erosion by the war in Vietnam // Herbicides in War; The Long term effects on man and nature. 2nd International Symposium 15–18 November 1993, Hanoi, Vietnam. Hanoi, 1994. P.138–146.
Nguyen Tien Ban. Danh luc thuc vat Tay Nguyen. Vien sinh vat hoc, vien khoa hoc Viet Nam. Ha Noi, 1984. 267 p. (на вьетнам. яз.).
Ogawa H., Yoda T., Kira T. A preliminary survey on the vegetation of Thailand // Nature Life SE Asia. 1961. Vol. 1. P.21–157.
Perry D.R. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees // Biotropica. 1978. Vol. 10. P.155–157.
Perry D.R. The tropical rain forest canopy: a method providing total access // Biotropica. 1981. Vol.13. P.283–285.
Petelot A. Bibliographie botanique de L'Indochine. Archives des recherches agronomiques et pastorales au Vietnam, No. 24, Saigon, 1955. 103 p.
Pham Hoang Ho. An Illustrated Flora of Vietnam. I–III. Ho Chi Minh, 2000. 991 p., 953 p., 1020 p. (на вьетнам. яз.).
Pinard M.A., Putz F.E. Vine infestation of large remnant trees in logged forest in Sabah, Malaysia: biomechanical facilitation in vine succession // Journal of Tropical Forest Science. 1994. Vol. 6, No. 3. P.302–309.
Proctor J., LeeY. F., Langley A.M., Munro W.R.C., Nelson T. Ecological studies on Gunung Silam, a small ultrabasic mountain in Sabah, Malaysia. I. Environment, forest structure and floristics. 1984.
Putz F.E., Chai P. Ecological studies of lianas in Lambir National Park, Sorawak, Malaysia // Journal of Ecology. 1987. Vol. 75. P.523–531.
Richards P.W. The tropical rain forest and ecological study. Second edition. Cambridge, 1996. 575 p.
Salisbury F.B., Ross C.W. Plant Physiology. 4th ed. California, 1992. 682 p.
Schmid M. Contribution a la cinnasance de la vegetation du Viet-Nam: le massif Sud-Annamitigue et les regions limitrophes: theses ... Paris, 1962. 424 p.
Schmid M. Vegetation du Viet-Nam: le massif Sud-Annamitigue et les regions limitrophes. Paris, 1974. 243 p.
Serebryanyi M.M. The taxonomic revision of *Pseudodracontium*: preliminary results // Proceeding of the Moscow Aroid Conference 1992. Moscow,1994. P.49–59.
Sokolov V.E., Shilova S.A., Shchipanov N.A. Peculiarities of Small Mammals Populations as criteria for estimating anthropogenic impacts on tropical ecosystems // Int. J. Ecol. Env. Scienc. 1994. Vol.20. P.375–386.
Suselo T.B., Riswan S. Compositional and structural patterns of lowland mixed dipterocarp forest in KuTai Natianal park, East Kalimantan // Third Round Table Conference of I.W.G.D. on Dipterocarp. 16–22 April, Samarinda, 1985. P.1–5.
Tanner E.V.J. Litterfall in mountain rain forests of Jamaica and its relation to climate // Journal of Ecology. 1980. Vol.68. P.833–848.
Terborgh J. Maintenance of Diversity in Tropical Forests // Biotropica.1992. Vol.24, No. 26. P.283–292.
Thai Van Trung. Rehabilitation of the forest ecosystem degraded by american herbicides in South Vietnam // Herbicides in War; The Long term effects on man and nature. 2nd International Symposium 15–18 November 1993, Hanoi, Vietnam. Hanoi, 1994. P.116–124.
Thomasius H. Die Walder der Sozialischen Republik Vietnam // Petermanns Geogr. Mitt. 1980. H. 1. S.23–46.
Thompson J., Proctor J., Viona V., Milliken W., Ratter J.A., Scott D.A. Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maraca's Island, Roraima, Brazil. I. Physical environment, forest structure and leaf chemistry // Journal of Ecology. 1992. Vol. 80. P.689–703.
Tropical rain forest ecosystem: structure and function. Ecosystems of the World. Vol. 14A. Ed. Golley F.B. Amsterdam, 1983. 381 p.
Vareschi V. Vegetationsokologie der Tropen. Stuttgart: Ulmer, 1980. 294 p.
Veneklaas E.J. Rainfall interception and abovegraund nutrient fluxes in Colombian mountain tropical rain forest. Amsterdam. 1990. 111 p.
Versteegh Chr. Key to the most important native trees of Irian Barat (Indonesia) based on field characters. Nederland, 1971. 63 p.
Vidal J.E. La vegetation du Laos. Ed. Vithagna, Paris. 1972, 120 p.
Vidal J.E. Bibliographie botanique Indochinoise de 1955 a 1969. T. XLYII, No. 4, Paris, 1972, P.655–748.
Vidal J.E. Outline of Ecology and Vegetation of the Indochinese Peninsula // Tropical Botany Eds. Larsen K., Holm-Nielsen L.B. London, 1979. P.109–123.
Vidal J.E., Vidal Y. Bibliographie botanique Indochinoise de 1970 a 1985. Paris, 1988, .132 p.
Vidal J.E., Falaise H. Bibliographie botanique Indochinoise de 1986 a 1993. Paris, 1994, 105 p.
Vidal J.E. Paysages vegetaux et plantes de la Peninsule Indochinoise. Ed. Karthala. Paris, 1997. 245 p.
Vitousek P.M., Denslow J.S. Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical rain forest // Journal of Ecology. 1986. Vol. 74. P.1167–1178.
Westing A.N. Ecological consequences of the Second Indochina War. Sweden, 1976. 119 p.
Whitmore T.C. Gaps in the forest canopy // Tropical trees as living systems. Eds. Tomlinson P.B., Zimmermann M.H. Cambridge, 1978. P.639–655.
Whitmore T.C. Canopy gaps as major determinants of forest dynamics and the two major groups of forest tree species // Ecology. 1989. Vol. 70. P.536–538.
Whitmore T.C. An introduction to Tropical rain forests. Oxford University, 1992. 226 p.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Предварительный список высших растений лесного массива Ма Да

Условные обозначения:

д — дерево, л — лиана, т — трава, э — эпифит, п/э — полуэпифит, с/п — сапрофит, в/с — влажный сезон, об — обычен, ед — единичен, л/р — берега лесных рек, л/д — лесные дороги, вл/м — влажные местообитания в лесу, о/м — открытые местобитания.

№	Таксономическая принадлежность	Жизненная форма	Встречаемость	Где отмечен
1	2	3	4	5
	Polypodiophyta			
	Angiopteridaceae			
1	*Angiopteris* cf. *cochinchinensis* de Vriese	т	ед	лес, л/р
	Aspleniaceae			
2	*Asplenium nidus* L.	э	об	лес
3	*A.* cf. *ensiforme* Wall. ex Hook. f.	т	ед	лес
	Blechnaceae			
4	*Blechnum orientale* L.	т	ед	лес
	Davalliaceae			
5	*Davallia* sp.	э	об	лес
6	*Nephrolepis* cf. *biserata* (Sw.) Schott	э	об	лес
	Dryopteridaceae			
7	*Cyclosorus* sp.	т	об	лес
8	*Tectaria* cf. *vasta* (Bl.) Copel.	т	об	лес
	Gleicheniaceae			
9	*Dicranopteris linearis* (Burm.) Underw.	т	об	о/м, л/д
10	*Gleichenia* sp.	т	об	о/м, л/д
	Gymnogrammeaceae			
11	*Adianthum* sp.	т	ед	л/д
12	*Cheilanthes belangeri* (Bory) Chr.	т	ед	л/д
	Lindsaeaceae (Pteridaceae)			
13	*Lindsaea* cf. *javanensis* Bl.	т	ед	л/д
14	*L.* cf. *ensifolia* Sw.	т	об	лес
15	*Pteris* sp.	т	об	лес
16	*Stenochlaena palustris* (Burm. f.) Bedd.	л	об	вл/м
17	*Taenitis blechnoides* (Willd.) Sw.	т	об	лес
	Lomariopsidaceae			
18	*Bolbitis annamensis* C. Chr. et Tard.	т	ед	лес
	Lycopodiaceae			
19	*Lycopodium* cf. *carinatum* Desv.	э	об	лес
20	*L. squarrosum* Forst.	э	об	лес
	Ophioglossaceae			
21	*Helminthostachys zeylanica* (L.) Hook.	т	об	вл/м
22	*Colysis* sp.	э	об	лес
	Polypodiaceae			
23	*Drynaria quercifolia* (L.) J. Smith.	э	об	лес
24	*D. rigidula* (Sw.) Bedd.	э	ед	лес
25	*Platycerium grande* (Fee) Smith.	э	об	лес
26	*Microsorium* sp.	э	об	лес
27	*Pyrrosia flocculosa* (Christ.) Ching.	э	об	лес
28	*P. subfurfuraceae* (Hook.) Ching.	э	об	лес
	Schizeaceae			
29	*Lygodium cf. conforme* C. Chr.	л	об	л/д
30	*L. cf. microphyllum* (Cav.) R. Br.	л	об	л/д
	Selaginellaceae			
31	*Selaginella* sp.	т	об	лес

Cycadaceae			
Cycas cf. *pectinata* Griff.	т	ед	лес
Gnetaceae			
Gnetum latifolium Bl.	л	об	лес
G. gnemon D. Don	д	ед	лес
Podocarpaceae			
Podocarpus neriifolius D. Don	д	ед	вл/м
Magnoliophyta			
Acanthaceae			
Cyclacanthus coccinenens Moore.	т	об	лес
Strobilanthes penntstemoides T. Anders.	т	об	л/д
Thunbergia fragrans Roxb.	л	об	л/д
T. grandiflora (Rottl.) Roxb.	л	об	л/д
Amaranthaceae			
Deeringia cf. *polysperma* (Roxb.) Miq.	т	об	л/д, о/м
Anacardiaceae			
Buchanania lucida Bl. [syn. *B. arborescens* (Bl.) Bl.]	д	об	лес
Mangifera cochinchinensis Engl.	д	об	лес
M. cf. *reba* Pierre	д	ед	лес
Spondias sp.	д	об	о/м
Ancistrocladaceae			
Ancistrocladus cochinchinensis Gagn.	л	об	лес
Annonaceae			
Anomianthus sp.	л	об	лес
Artabotrys fragrans Ast.	л	об	лес
A. intermedius Hassk.	л	об	лес
Canangium brandisanum (Pierre) Saff. [syn. *C. latifolium* Fin. et Gagn.]	д	ед	лес
Dasymaschalon lomentaceum Fin. et Gagn.	д	об	лес
D. cf. *macrocalyx* Fin. et Gagn.	д	об	лес
Desmos cochinchinensis Lour.	л	об	лес
D. cf. *dinhensis* (Pierre) Merr.	л	об	лес
D. cf. *dumosus* (Roxb.) Safford	л	об	лес
Fissistigma cf. *latifolium* (Dun.) Merr.	д	об	лес
Goniothalamus dongnainensis Fin. et Gagn.	д	об	лес
G. elegans Ast.	д	об	лес
Mitrephora cf. *parviflora* Ast.	д	об	лес
Polyalthia corticosa (Pierre) Fin. et Gagn.	д	об	лес
P. harmandii (Pierre) Fin. et Gagn.	д	об	лес
P. jucunda (Pierre) Fin. et Gagn.	д	об	лес
P. luensis (Pierre) Fin. et Gagn.	д	об	лес
P. simiarum Benth. et Hook. f.	д	об	лес
P. tristis Fin. et Gagn.	д	об	лес
Rauwenhoffia siamensis Scheff.	л	об	лес
Sageraea elliptica Hook. et Th.	д	об	лес
Uvaria macrophylla Roxb.	л	об	лес
Uvaria cf. *rufa* Blume	л	об	лес
Uvaria sp.	л	об	лес
Apocynaceae			
Alexia sp.	л	ед	лес

1	2	3	4	5
72	*Alstonia* cf. *spathulata* Bl.	д	ед	лес
73	*Amalocalyx microlobus* Pierre	л	об	лес
74	*Chonemorpha* cf. *yersinii* Spire.	л	об	лес
75	*Ichnocarpus* cf. *ovalifolius* A. DC.	л	об	лес
76	*Strophanthus* sp.	л	ед	лес
77	*Tabernaemontana* cf. *garcinifolia* Pierre ex Pit.	л	об	лес
78	*Vallaris heynii* Spreng. [syn. *V. solanacea* (Roth.) O. Ktze.]	л	об	лес
79	*Wrightia* sp.	д	об	л/д
	Araliaceae			
80	*Aralia* sp.	л	ед	л/д
81	*Schefflera* sp.	п/э	ед	лес
	Aristolochiaceae			
82	*Thottea tomentosa* (Bl.) Dinghou	т	об	лес
	Asclepiadaceae			
83	*Dischidia collyris* Wall.	э	об	лес
84	*D. nudiflora* (Bl.) Decne	э	об	лес
85	*D. pseudobenghalensis* Cost.	э	об	лес
86	*D. rafflesiana* Wall.	э	об	лес
87	*Hoya* cf. *oblongacutifolia* Cost.	э	об	лес
88	*Hoya* sp.	э	об	лес
89	*Raphistemma hooperianum* (Bl.) Decne	л	ед	лес
90	*Streptocaulon kleinii* W. et A.	л	об	лес
91	*Toxocarpus villosus* (Bl.) DC.	л	об	лес
	Asteraceae			
92	*Blumea* sp.	т	об	л/д
93	*Ethulia conyzoides* L.	т	об	л/д, о/м
94	*Eupatorium odoratum* L. f.	т	об	л/д, о/м
95	*Vernonia* sp.	т	об	л/д
	Bignoniaceae			
96	*Oroxylum indicum* (L.) Kurz	д	об	лес, о/м
97	cf. *Fernandoa*	д	ед	лес
	Bombacaceae			
98	*Bombax anceps* L.	д	об	о/м
99	*B. ceiba* L. [syn. *B. malabaricum* DC.]	д	ед	лес
	Burseraceae			
100	*Canarium* sp.	д	об	лес
101	*Dacryodes rostrata* Lamk.	д	об	лес
	Capparaceae			
102	*Capparis* cf. *micracantha* DC.	л	об	лес
	Cecropiaceae			
103	*Poikilospermum suaveolens* (Bl.) Merr. [syn. *Conocephalus suaveolens* Bl.]	п/э	об	лес
	Celastraceae			
104	*Salacia verrucosa* Wight.	л	ед	лес
	Clusiaceae (Guttiferae)			
105	*Calophyllum dongnaiense* Pierre	д	об	вл/м
106	*C. soulattri* Burm. f.	д	об	вл/м
107	*Cratoxylum formosum* (Jack) Dyer	д	об	лес, о/м
108	*Garcinia ferrea* Pierre	д	об	лес
109	*G.* cf. *benthami* Pierre	д	об	лес
110	*G.* cf. *gaudichaudii* Planch.et Triana	д	об	лес
111	*Ochrocarpus siamensis* T. And. [syn. *Mammea siamensis* (Miq.) T. And.]	д	об	лес

1	2	3	4	5
	Combretaceae			
112	*Calycopteris floribunda* Lamk	л	об	лес
113	*Combretum pilosum* Roxb.	л	об	лес
114	*C.* cf. *extensum* Roxb.	л	об	лес
115	*Quisqualis indica* L.	л	об	л/д
	Connaraceae			
116	*Agelaea trinervis* (Llan.) Merr.	л	об	лес
117	*Chestis palala* (Lour.) Merr.	л	об	лес
118	*Connarus paniculatus* Roxb.	л	об	лес
119	*C. cochinchinensis* Pierre	л	об	лес
120	*Ellipanthus tomentosus* Kurz	д	ед	лес
121	*Rourea mimosoides* (Vahl.) Planchon	л	об	лес
	Convolvulaceae			
122	*Argyreia capitata* (Vahl.) Choisy	л	об	лес
123	*Lepistemon binectariferum* (Wall.) O. Ktze.	л	об	лес
124	*Neuropeltis racemosa* Wall. in Roxb.	л	ед	лес
	Cucurbitaceae			
125	*Hodgsonia macrocarpa* Cognx.	л	об	лес
126	*Gymnopetalum cochinchinense* var. *incisa* Gagn.	л	об	лес
127	*Melothria* sp.	л	об	лес
128	*Trichosanthes villosa* Bl.	л	об	лес
	Datiscaceae			
129	*Tetrameles nudiflora* R. Br. ex Benn.	д	ед	лес
	Dilleniaceae			
130	*Dillenia hookeri* Pierre	д	об	лес
131	*D. pentagyna* Roxb.	д	об	лес
132	*D.* cf. *ovata* Wall. ex Hk. f. et Th.	д	об	лес, о/м
133	*Tetracera loureiri* Craib	л	об	лес, л/д
	Dipterocarpaceae			
134	*Anisoptera robusta* Pierre [syn. *A. costata* Korth.]	д	об	лес
135	*Dipterocarpus alatus* Roxb. ex G. Don.	д	ед	лес
136	*D. dyeri* Pierre	д	об	лес
137	*D. intricatus* Dyer	д	об	о/м
138	*D. kerrii* King	д	об	лес
139	*D. turbinatus* Gaertn. f.	д	об	лес
140	*D. obtusifolius* Teijsm. ex Miq.	л	об	о/м
141	*Hopea* cf. *recopei* Pierre	д	ед	лес
142	*H. odorata* Roxb.	д	ед	лес
143	*Shorea cochinchinensis* Pierre [syn. *S. roxburghii* G. Don.]	д	об	лес
144	*Sh.* cf. *hypochrea*	д	ед	лес
145	*Sh.* cf. *siamensis* Miq.	д	об	о/м
146	*Vatica dyeri* King	д	об	лес
	Ebenaceae			
147	*Diospyros buxifolia* (Bl.) Hiern.	д	об	лес
148	*D. horsfieldii* Hiern.	д	об	лес
	Elaeocarpaceae			
149	*Elaeocarpus darlacensis* Gagn.	д	об	лес
150	*E.* cf. *dongnaiensis* Pierre	д	об	лес
151	*E.* cf. *lacunosus* Wall.	д	об	вл/м
	Euphorbiaceae			
152	*Antidesma coriaceum* Tul.	д	об	лес
153	*Antidesma roxburghii* Wall.	д	об	лес

1	2	3	4	5
154	*A.* cf. *bunius* (L.) Spreng.	д	об	лес
155	*Aporusa ficifolia* H. Bn.	д	об	лес
156	*Baccaurea sapida* (Roxb.) Muell.-Arg. [syn. *B. ramiflora* Lour.]	д	об	лес
157	*Breynia* sp.	д	об	лес
158	*Cleidion javanicum* Bl. [syn. *C. spiciflorum* (Burn. f.) Merr.]	д	ед	лес
159	*Cleistanthus acuminatus* Muell.-Arg.	д	об	лес
160	*Croton caudatus* Geisel.	л	об	вл/м
161	*C.* cf. *dongnaiensis* Pierre	д	об	лес
162	*Glochidion* sp.	д	об	лес
163	*Homonoia retusa* (Wight) Muell.-Arg.	к	об	о/м
164	*Macaranga trichocarpa* Muell.-Arg.	д	об	л/д
165	*Mallotus albus* Muell.-Arg.	д	об	о/м
166	*M.* cf. *barbatus* Muell.-Arg.	д	об	о/м
167	*Microdesmis casearifolia* Pl. in Hook.	д	об	лес
168	*Paracleisthus siamensis* (Craib) Gagn.	д	об	лес
169	*Phyllanthus lingulatus* Beille	д	об	л/д
170	*P. nirurii* L.	т	об	л/д
171	*P. pulcher* (Beill.) Muell.-Arg.	д	об	л/д
172	*P. taxodiifolius* Beille	д	ед	л/р
173	*Sapium baccatum* Roxb. [syn. *Balakata baccata* (Roxb.) Esser]	д	ед	лес
174	*S. discolor* Muell.-Arg. [syn. *Triadica cochinchinensis* Lour.]	д	об	л/д
175	*Sauropus androgynus* Merr.	д	об	л/д
176	*Suregada multiflora* (A. Juss) Baill.	д	об	лес
177	*Tragia* cf. *delpyana* Gagn.	л	об	о/л
178	*Trigonostemon* sp.	д	об	л/д
	Fabaceae			
179	*Acacia* cf. *pennata* Willd.	л	об	лес
180	*Adenanthera* cf. *tamarindifolia* Pierre	л	об	лес
181	*Albizia* sp.	д	об	о/м
182	*Abrus mollis* Hance	л	об	лес
183	*Bauhinia harmandiana* Pierre in Gagn.	л	об	лес
184	*Caesalpinia* sp.	л	об	лес
185	*Cassia leschenaultiana* DC.	т	об	л/д
186	*Cassia* sp.	д	об	о/м
187	*Dalbergia multiflora* Heyne ex Wall	л	об	о/м
188	*Desmodium* cf. *triquetrum* (L.) DC.	т	об	д
189	*Entada phaseoloides* (L.) Merr.	л	об	л/р
190	*Lasiobema cardinale* (Gagn.) de Wit	л	об	вл/м
191	*Leucoena leucocephala* (Lamk.) de Wit	к	об	о/м
192	*Lourea* cf. *pierrei* Schindl.	т	об	л/д
193	*Mimosa pudica* L.	к	об	о/м
194	*Parkia dongnaiense* Pierre [syn. *P. sumatrana* Miq.)	д	об	лес
195	*Phanera* cf. *bracteata* Graham ex Benth.	л	об	лес
196	*Piliostigma malabaricum* (Roxb.) Benth.	д	ед/об	лес, о/м
197	*Pterolobium macropterum* Kurz.	л	об	лес
198	*Sindora cochinchinensis* H. Baill. [syn. *S. siamensis* Teysm. ex Miq.]	д	об	лес
199	*Uraria* cf. *crinita* Desv.	т	об	л/д
200	*U.* cf. *hamosa* Wall.	т	об	л/д
	Fagaceae			
201	*Castanopsis* cf. *flavovirens* Bl.	д	ед	лес
202	*Lithocarpus* sp.	д	ед	лес
	Flacourtiaceae			
203	*Casearia* sp.	д	ед	в/м

1	2	3	4	5
204	*Homalium* sp.	д	ед	в/м
	Gesneriaceae			
205	*Aeschynanthus* sp.	э	об	лес
	Hippocrateaceae			
206	*Salacia verrucosa* Wight.	л	ед	лес
	Icacinaceae			
207	*Gonocaryum subrostratum* Pierre	д	об	лес
	Irvingiaceae			
208	*Irvingia malayana* Oliv. ex Benn.	д	об	лес, о/м
	Juglandaceae			
209	*Engelchardia* cf. *spicata* Lechen. ex Bl.	д	ед	лес
	Kiggellariaceae			
210	*Hydnocarpus* sp.	д	ед	лес
	Lardizabalaceae			
211	*Stauntonia* sp.	л	ед	лес
	Lauraceae			
212	*Cinnamomum* sp.	л	об	лес
213	*Haasia cuneata* Bl.	д	ед	лес
214	*Litsea cubeba* (Lour.) Pers.	д	об	о/м
215	*L. vang* H. Lic	д	об	лес
216	*L.* cf. *umbelata* (Lour.) Merr.	д	об	лес
217	*Machilus odoratissima* Nees.	д	об	лес
218	*Phoebe cuneata* (Bl.) Bl.	д	об	лес
	Leeaceae			
219	*Leea rubra* Bl.	т	об	лес
	Loganiaceae			
220	*Fagraea* cf. *fragrans* Roxb.	д	об	лес, о/м
221	*Fagraea* sp.	п/э	ед	лес
222	*Strychnos laurina* Wall.	л	об	лес
223	*S. ridleyi* King et Gamble	л	об	лес
	Lecythidaceae			
224	*Barringtonia cochinchinensis* (Miers) Merr.	д	об	лес
225	*Careya sphaerica* Roxb.	д	об	вл/м
	Lythraceae			
226	*Lagerstroemia duperreana* Pierre ex Gagn.		об	вл/м
227	*Lagerstroemia calyculata* Kurz	д	об	о/м
228	*L. ovalifolia* Teijsm.	д	об	лес
	Malpighiaceae			
229	*Hiptage* sp.	л	ед	лес
	Malvaceae			
230	*Hibiscus macrophyllus* Roxb. ex Horn.	д	об	лес
231	*H. tiliaceus* L.	д	об	л/д
232	*Malvastrum coromandelianum* (L.) Garcke	к	об	о/м
233	*Sida acuta* Burm.	к	об	о/м
234	*Urena rigida* Wall.	к	об	о/м
	Melastomataceae			
235	*Melastoma* cf. *osbeckioides* Guill.	к	об	л/д
236	*Memecylon* cf. *floribundum* Bl. [syn. *M. caerulem* Jack]	д	об	лес
237	*Memecylon* sp.	д	об	л/р
238	*Osbeckia chinensis* L.	т	об	л/д
	Meliaceae			
239	*Aglaia* sp.	д	об	лес
240	*Chisocheton* cf. *globosus* Pierre	д	об	лес
241	*Dysoxylum* cf. *rubrocostatum* Pierre	д	об	лес
242	*Sandoricum koetjape* (Bum. f.) Merr. [syn. *S. indicum* Cav.]	д	об	лес
243	*Walsura* sp.	д	об	лес
	Menispermaceae			
244	*Cocculus laurifolius* DC.	л	ед	лес

1	2	3	4	5
245	*C. sarmentosus* (Lour.) Diels	л	об	о/м
246	*Coscinium* cf. *usitatissimum* Pierre	л	об	лес
247	*Fibraurea tinctoria* Lour.	л	об	лес
248	*Stephania* cf. *hernandifolia* Spreng.	л	об	лес
	Moraceae			
249	*Alleanthus kurzii* Hook. f. [syn. *Broussonetia kurzii* (Hook. f.) Corner]	л	об	лес
250	*Artocarpus* cf. *rigidus* (Gagn.) Jarr.	д	ед	лес
251	*Ficus hirta* var. *roxburghii* (Miq.) King	д	об	л/д
252	*F. pumila* L.	л	об	лес, в/м
253	*F. sagitatta* Vahl.	л	об	вл/м
254	*F.* cf. *chartacea* Wall. ex King	д	об	л/д
255	*F.* cf. *tjahela* Burm. f.	д, п/э	об	лес
256	*Streblus ilicifolia* (Vidal) Corn	д	ед	л/д, вл/м
	Myristicaceae			
257	*Horsfieldia* cf. *glabra* (Bl.) Warb.	д	об	лес
258	*Knema cinerea* (Poir.) Warb. var. *andamanica* (Warb.) Sinclair.	д	об	лес
259	*K. linifolia* (Roxb.) Warb.	д	об	лес
	Myrsinaceae			
260	*Ardisia crispa* A. DC.	д	об	лес
261	*Ardisia oxyphylla* var. *cochinchinensis* Pit.	д	об	лес
262	*A.* cf. *dinhensis* Pit.	д	об	лес
	Myrtaceae			
263	*Rhodomyrtus tomentosa* (Ait.) Hassk.	к	об	о/м
264	*Syzygium tinctoria* Gagn.	д	об	лес
265	*S.* cf. *longiflora* F. Vill	д	об	лес
266	*Syzygium* sp.	д	об	лес
	Ochnaceae			
267	*Gomphia serrata* (Gaertn.) Kanitz	д	об	вл/м
	Oleaceae			
268	*Jasminum anodontum* Gagn.	л	об	лес
269	*J. laxiflorum* Gagn.	л	об	лес
270	*J.* cf. *anastomosans* Wall.	л	об	лес
271	*Jasminum* sp.	л	об	лес
	Passifloraceae			
272	*Adenia* cf. *nudiflora* Lamk.	л	об	лес
273	*Passiflora foetida* L.	л	об	о/м
	Piperaceae			
274	*Piper* cf. *chaudocanum* C. DC.	л	об	лес
275	*P.* cf. *cubeba* L. f.	л	об	вл/м
	Polygonaceae			
276	*Polygonum* sp.	т	об	л/д
	Proteaceae			
277	*Helicia* sp.	д	ед	лес
	Rhamnaceae			
278	*Ventilago* cf. *calyculata* Tul.	л	об	лес
279	*Ziziphus cambodiana* Pierre	л	об	вл/м
280	*Z.* cf. *hoaensis* Pierre	л	об	вл/м
	Rhizophoraceae			
281	*Carallia suffruticosa* Ridl.	д	об	лес
	Rosaceae			
282	*Prunus arborea* (Bl.) Kalkm. [syn. *Pygeum arboreum* C. Muell.]	д	об	лес
283	*Rubus* sp.	л	ед	л/д
	Rubiaceae			
284	*Adina globiflora* var. *tonkinensis* Pit.	д	об	лес
285	*A. cordifolia* (Roxb.) Hookf. [syn. *Haldina cordifolia* (Roxb.) Rids.]	д	ед	лес

1	2	3	4	5
286	*Anthocephalus chinensis* (Lamk.) Rich. exWalp.	д	об	л/д
287	*Canthium filipendulum* Pierre	к	об	лес
288	*Damnacanthus indicus* Gaertn.	к	об	лес
289	*Gartnera vaginans* (DC.) Merr.	к	об	лес
290	*Geophila repens* (L.) Johnst.	т	об	лес
291	*Hedyotis* cf. *capitellata* var. *mollis* Pierre exPit.	к	об	лес
292	*H. macrocepala* (Pit.) Phamhoang	т	об	л/д
293	*H. hoaensis* Pierre	т	об	л/д
294	*Ixora macrothyrsa* Teijsm. ex Binn.	к	об	лес
295	*I. coccinea* L.	к	об	лес
296	*Lasianthus* cf. *cyanocarpus* var. *asperulatus* Pierre	д	об	лес
297	*L.* cf. *hoaensis* Pierre	д	об	лес
298	*Metadina trichotoma* var. *aralioides* (Zoll. et Mor.) Bakh. f.	д	об	лес
299	*Morinda tomentosa* Hey. ex Roth	д	об	л/д
300	*Mussaenda* cf. *hoaensis* Pierre ex Pit.	к	об	л/д, о/м
301	*Neonauclea sessiliflora* (Hook. f.) Phamhoang	д	ед	лес
302	*Ophiorrhiza* cf. *sanguinea* Bl.	т	об	лес
303	*Pavetta* sp.	к	об	лес
304	*Psychotria adenophylla* Wall.	к	об	лес
305	*Randia* sp.	д	об	лес
306	*Saprosma cochinchinensis* Pierre ex Pit.	д	об	лес
307	*S. inaequilongum* Pierre ex Pit.	д	об	лес
308	*Tarenna attemata* (Hook. f.) Hutch.	д	об	лес
	Rutaceae			
309	*Acronychia laurifolia* Bl. [syn. *A. pedunculata* (L.) Miq.]	д	об	лес
310	*Clausena* cf. *excavata* Burm. f.	д	об	лес
311	*Euodia lepta* Merr.	д	об	л/д
312	*Glycosmis cochinchinensis* (Lour.) Pierre ex Engl.	к	об	лес
313	*Luvunga* sp. (cf. *scandens* Ham.)	л	об	лес
314	*Zanthoxylum* cf. *rhetsa* (Roxb.) DC.	д	ед	лес
	Sapindaceae			
315	*Alophyllus cochinchinensis* Pierre	к	об	лес
316	*Euphoria cinerea* Radlk.	д	об	лес
317	*Nephelium* cf. *hypoleucum* Kurz [syn. *N. cochinchinense* Pierre]	д	об	лес
318	*Xerospermum microcarpum* Pierre [syn. *X. noronhianum* (Bl.) Bl.]	д	об	лес
319	cf. *Zollingeria*	д	ед	лес
	Scrophulariaceae			
320	*Lindernia cordifolia* Spreng.	т	об	л/д
	Simaroubaceae			
321	*Brucea javanica* (L.) Merr.	д	об	л/д
322	*Eurycoma longifolia* Jack	д	об	лес
323	*Harrisonia perforata* (Bl.) Merr.	л	об	вл/м
	Sterculiaceae			
324	*Helicteres angustifolia* var. *glaucoides* Pierre	к	об	о/м
325	*H. nudiflora* Lour.	д	об	л/д
326	*H. isora* L.	д	об	л/д
327	*Pentapetes phoenicea* L.	к	об	о/м
328	*Pterospermum* cf. *megalocarpum* Tard.	д	об	лес
329	*P.* cf. *grandiflorum* Craib	д	об	лес
330	*Scaphium lychnophorum* (Hance) Kost.	д	об	лес
331	*Sterculia alata* Roxb. [syn. *Pterygota alata* (Roxb.) R.Br.]	д	об	лес
332	*S. cochinchinensis* Pierre	д	об	лес
333	*S.* cf. *dongnaiensis* Pierre	д	ед	лес
334	*S. hypochra* Pierre	д	об	в/м
335	*S. pexa* Pierre	д	об	в/м

1	2	3	4	5
336	*Tarrietia javanica* Bl.	д	об	лес
337	*Waltheria nudiflora* L.	к	об	о/м
	Symplocaceae			
338	*Symplocos* sp.	д	об	лес
	Theaceae			
339	*Eurya* sp.	д	об	лес
340	*Ternstroemia* cf. *pseudoverticillata* Merr. et Chun	д	об	лес
	Thymelaeceae			
341	*Linostoma scandens* Kurz [syn. *Enkleia malaccensis* Griff.]	л	об	вл/м
	Tiliaceae			
342	*Brownlowia denysiana* Pierre	д	об	л/д
343	*Colona auriculata* Craib	д	об	о/м
344	*C. evrardii* Gagn.	д	об	лес, о/м
345	*Corchorus estuans* L.	к	об	о/м
346	*Grewia asiatica* L.	д	об	л/д
347	*G. astropetala* Pierre	л	об	лес
348	*G. bulot* Gagn.	д	об	л/д
349	*G. paniculata* Roxb. ex DC.	д	об	лес
350	*G. retusifolia* Pierre	д	об	о/м
351	*Triumfetta grandidens* Hance	к	об	о/м
352	*T.* cf. *pseudocana* Spraque et Craib	к	об	о/м
	Ulmaceae			
353	*Holoptelea integrifolia* Pl.	д	ед	лес
354	*Trema cannabina* Lour.	д	об	л/д
355	*T. velutina* Bl.	д	об	л/д
	Verbenaceae (Labiotae)			
356	*Callicarpa* cf. *albida* Bl.	т	об	л/д
357	*Congea vestita* Griff.	л	об	лес
358	*Clerodendrum paniculatum* L.	т	об	л/д
359	*C. cochinchinensis* P. Dop. in Lec.	т	об	лес
360	*Gmelina philippinensis* Cham.	л	об	л/д
361	*Phyla nudiflora* (L.) Greene	т	об	л/д
362	*Premna* sp.	л	об	лес
363	*Sphenodesma pentadra* Jack	л	об	лес
364	*Vitex annamensis* Dop.	д	об	лес
365	*V.* cf. *pubescens* Vahl. [syn. *V. pinnata* L.]	д	ед	л/р
	Violaceae			
366	*Rinorea anguifera* O. Ktze. [syn. *Alcodeia echinocarpa* Korth.]	д	об	лес
	Vitaceae			
367	*Ampelopsis cantoniensis* Planch.	л	об	лес
368	*Cissus discolor* Vent. ex Planch.	л	об	лес
369	*C. hexangularis* Thorel. ex Gagn.	л	об	лес
370	*Parthenocissus cuspidifera* Pl.	л	об	лес
371	*Tetrastigma harmandii* Planch. in DC.	л	об	лес
372	*Tetrastigma* sp.	л	об	в/л
373	*Vitis flexuosa* Thunb.	л	об	лес
	Liliidae			
	Amaryllidaceae			
374	*Crinum ensifolium* L.	т	ед	вл/м
	Araceae			
375	*Aglaonema fumeum* Serebr.	т	об	лес
376	*Alocasia grata* Prain ex Engl. et Krause	т	об	лес
377	*Amorphophallus* sp.	т	об	лес
378	*Arisaema* sp.	т	ед	лес
379	*Homalomena occulta* (Lour.) Schott.	т	об	л/д

1	2	3	4	5
380	*Lasia spinosa* (L.) Thw.	т	об	вл/м
381	*Pothos scandens* L.	п/э	об	лес
382	*P. penicilliger* Gagn.	п/э	об	лес
383	*Pseudodracontium harmandii* Engl.	т	об	лес
384	*P. lanceolatum* Serebr.	т	об	лес, в/м
385	*Raphidophora hongkongensis* Schott	п/э	об	лес
	Arecaceae (Palmae)			
386	*Calamus* cf. *dongnaiensis* Pierre in Conrad	л	об	лес
387	*C.* cf. *rudentum* Lour.	л	об	лес
388	*C.* cf. *salicifolius* Becc.	л	об	лес
389	*C.* cf. *viminalis* Willd.	л	об	лес
390	*Daemonorops pierreanus* Becc.	л	об	лес
391	*Didymosperma caudatum* Wendl. ex Drude in Kernch.	д	об	лес
392	*Licuala* cf. *paludosa* Griff.	д	об	лес
393	*Livistona saribus* (Lour.) Merr. ex Cheval.	д	ед	вл/м
394	*Korthalsia laciniosa* Mart.	д	об	лес
395	*Pinanga* cf. *quadrijuga* Gagn.	д	об	лес
	Burmanniaceae			
396	*Burmannia* cf. *luteo-alba* Gagn.	с/п	об	лес, в/с
	Commelinaceae			
397	*Cyanotis* sp.	т	об	вл/м
398	*Forrestia mollissima* Bl. [syn. *Amischolotype mollissima* (Bl.) Hassk.]	т	об	вл/м
	Convallariaceae			
399	*Peliosanthes* cf. *serrulata* Rodr.	т	об	лес
	Costaceae			
400	*Costus speciosus* (Koenigh) Smith	т	об	л/о
	Cyperaceae			
401	*Carex* cf. *indica* L.	т	об	л/д
402	*Cyperus* cf. *niveus* Retz.	т	об	л/д
403	*C.* cf. *nutanz* Vahl.	т	об	л/д
404	*C.* cf. *pilosus* Vahl.	т	об	л/д
405	*C.* cf. *silletensis* Nees in Wight.	т	об	л/д
406	*C.* cf. *trialatus* (Boeck) Kern.	т	об	л/д
407	*Fimbristylis* sp.	т	об	л/д
408	*Kyllinga* sp.	т	об	л/д
409	*Mapania elegans* E. G. Cam.	т	об	лес
410	*Scirpus* sp.	т	об	л/д
	Dioscoreaceae			
411	*Dioscorea pentaphylla* L.	л	ед	лес
412	*D. bulbifera* L.	л	об	лес
413	*D. pierre* Prain ex Burk.	л	об	лес
414	*D. kratica* Prain ex Burk.	л	об	лес
415	*D.* cf. *triphylla* var. *reticulata* Prain ex Burk.	л	ед	лес
	Dracaenaceae			
416	*Dracaena angustifolia* Roxb.	т	об	лес
417	*D. elliptica* Thunb.	т	об	лес
418	*D. gracilis* Wall.	т	ед	лес
	Flagellariaceae			
419	*Flagellaria indica* L.	л	об	вл/м
	Hypoxidaceae			
420	*Curculigo* cf. *annamitica* Gagn.	т	об	лес
	Marantaceae			
421	*Calathea* cf. *clossoni* Hort.		об	лес
422	*Donax* cf. *cannaeformis* (G. Forst.) K. Schum.	т	об	вл/м
423	*Phrynium parviflorum* Roxb.	т	об	вл/м

1	2	3	4	5
	Nymphaeaceae			
424	*Barclaya longifolia* Wall.	т	ед	в/м, в/с
	Orchidaceae			
425	*Agrostophyllum planicaule* (Lindl.) Reich. f.	э	об	лес
426	*Bulbophyllum* cf. *macranthum* Lindl.	э	об	лес
427	*Cleisostoma* sp.	э	об	лес
428	*Coelogyne* cf. *trinervis* Lindl.	э	ед	лес
429	*Cymbidium* cf. *aloifolius* (L.) Sw.	э	ед	лес
430	*Dendrobium cretaceum* Lindl.	э	об	лес
431	*D.* cf. *cathcartii* Hook. f.	э	об	лес
432	*Eria tomentosa* Hook. f.	э	об	лес
433	*E.* cf. *rufinula* Reichb.	э	об	лес
434	*Flickengeria* sp.	э	об	лес
435	*Gastrochilus* sp.	э	об	лес
436	*Kingidium deliciosus* (Reichb. f.) Sweet.	э	об	лес
437	*Luisia* sp.	э	об	лес
438	*Malaxis* cf. *acuminata* D. Don	э	об	лес
439	*Microstylis* sp.	т	об	лес
440	*Oberonia* sp.	э	об	лес
441	*Pholidota imbricata* Lindl. in Hook.	э	об	лес
442	cf. *Rhynchostylis*	э	об	лес
442	*Staurochilus fasciatus* (Reichb. f.) Ridl.	э	ед	лес
	Pandanaceae			
444	*Pandanus* sp. .	т	об	лес, вл/м
	Phormiaceae			
445	*Dianella ensifolia* (L.) DC	т	об	вл/м
	Poaceae			
446	*Arundinella* sp.	т	об	о/м
447	*Bambusa* sp.	т	об	лес
448	*Dendrocalamus* cf. *giganteus* Munro	т	об	о/м, л/р
449	*Dendrocalamus* sp.	т	об	л/р
450	*Imperata cylindrica* (L.) P. Beauv.	т	об	о/м
451	*Narenga* cf. *porphyrocoma* (Hance) Bor.	т	об	о/м
452	*Neyrandia* sp.	т	об	о/м
453	*Paspalum* cf. *conjugatum* Berg.	т	об	лес
454	*Panicum* cf. *austroasiaticum* Ohw.	т	об	о/м
455	*Pennisetum* cf. *polystachyon* (L.) Schult.	т	об	о/м
	Smilacaceae			
456	*Smilax corbularia* Kunth.	л	об	лес, вл/м
457	*S.* cf. *cambodiana* Gagn.	л	об	лес, вл/м
	Stemonaceae			
458	*Stemona* cf. *tuberosa* Lour.	л	ед	лес
	Zingiberaceae			
459	*Alpinia* sp. (cf. *conchigera* Griff.)	т	об	лес
460	*Amomum* sp.	т	об	лес
461	*Curcuma* cf. *thorelii* Gagn.	т	об	лес
462	*Hedychium* cf. *bousigonianum* Pierre ex Gagn.	э	об	лес
463	*Geostachys pierreanum* Gagn.	т	об	лес
464	*Globba violacea* Gagn.	т	об	лес
465	*G.* cf. *globulifera* Gagn.	т	об	л/р
466	*Kaempferia* cf. *galanga* (L.) Sw.	т	ед	лес, в/с
467	*Zingiber* cf. *cassumunar* Roxb.	т	об	л/д
468	*Z.* cf. *zerumbet* Sm.	т	об	л/д